



**Carla Sofia Portela
Domingues**

**Assentamento, mortalidade e crescimento de larvas
e juvenis de *Chthamalus montagui* na costa
noroeste de Portugal**

Dissertação apresentada à Universidade de Aveiro para cumprimento dos requisitos necessários à obtenção do grau de Mestre em Ciências das Zonas Costeiras, realizada sob a orientação científica do Prof. Doutor Henrique José de Barros Brito Queiroga, Professor Auxiliar do Departamento de Biologia da Universidade de Aveiro.

o júri
presidente

Prof. Doutor António José Arsénia Nogueira
Professor Associado do Departamento de Biologia da Universidade de Aveiro

Prof. Doutora Teresa Paula Gonçalves Cruz
Professora Auxiliar do Departamento de Biologia da Universidade de Évora

Prof. Doutor Henrique José de Barros Brito Queiroga
Professor Auxiliar do Departamento de Biologia da Universidade de Aveiro

agradecimentos

Desde o início da realização desta tese até ao formato final agora apresentado, foram várias as pessoas que ajudaram à sua concretização e às quais quero deixar o meu agradecimento.

Em primeiro lugar ao meu orientador, Prof. Doutor Henrique Queiroga, por desde início me ter entusiasmado para o tema, mas principalmente por me dar a liberdade de trabalho que permite evoluir em ciência, sem nunca deixar de prestar o devido apoio.

À Susana Oliveira quero agradecer a partilha de 90 dias de calor, sol, mar e algum desespero e toda a ajuda prestada no trabalho de campo e de laboratório sem a qual a realização desta tese teria sido impossível. Ao Bruno Castro agradeço também o auxílio por vezes prestado no trabalho de campo assim como nas tarefas mais aborrecidas.

Um especial agradecimento ao Sr. Rui Marques do Departamento de Biologia pelo árduo trabalho que por vezes teve que ser efectuado.

Aos meus colegas de mestrado pelo bom ambiente que proporcionaram.

Aos meus colegas de laboratório Sérgio Leandro e Maria João Almeida pela colaboração que prestaram sempre que necessário.

Foram também muitas as pessoas que de uma ou outra forma me ajudaram, desde apoio ao trabalho de campo até apoio em momentos mais difíceis. Desta forma, um agradecimento especial à Ana Sofia, Kity e Paula assim como ao Hugo Reis, Cátia Ruivo e Ana Rodrigues.

À minha amiga e colega Ana Catarina Sousa agradeço a partilha de todos os bons e maus momentos, o facto de podermos contar uma com a outra mesmo quando ausentes...assim como o café e as bolachas.

Ao Ramiro Pastorinho pela cedência de algum material bibliográfico.

Ao Filipe...por tudo.

Em termo institucionais, quero expressar o meu agradecimento à Universidade de Aveiro pelo financiamento concedido através de uma bolsa de Mestrado durante o ano curricular (n.º 200260), assim como ao projecto ProRecruit (POCTI/1999/BSE/ 36663) o financiamento concedido para a elaboração do trabalho prático.

Por fim agradeço à minha família o apoio incondicional que me deram e que continuam dar, mas principalmente por acreditarem no meu trabalho e por me terem dado a oportunidade de concretizar as minhas escolhas.

resumo

A maioria dos invertebrados marinhos bentónicos possui um ciclo de vida complexo que inclui uma fase larvar planctónica separada da fase juvenil e adulta, geralmente sedentárias, que ocupam habitats diferentes. Em muitos casos, as larvas passam entre vários dias a várias semanas na coluna de água, onde enfrentam o problema de regressar para junto de habitats apropriados para assentar e aí completar a metamorfose com sucesso. É actualmente bem reconhecida a importância que a variação espacial e temporal dos processos de assentamento e recrutamento dos organismos pode ter na estrutura e dinâmica das populações e comunidades bentónicas. Esta variação é o resultado da variação observada nos processos oceanográficos costeiros responsáveis pelo transporte das larvas, e das interacções entre o comportamento larvar, a hidrodinâmica local e as características do habitat bentónico. Também os processos de pós-assentamento como a predação, competição e stress físico ditam muitas vezes os padrões observados na distribuição e abundância dos organismos adultos. As cracas, como espécie chave na zona entre marés, representam um excelente invertebrado marinho onde testar taxas de mortalidade e crescimento.

A abundância e distribuição de cypris e juvenis da craca *Chthamalus montagui* foi monitorizada em duas praias da costa noroeste de Portugal, durante o verão de 2003. Amostragens diárias a vários níveis verticais da praia permitiram a determinação da mortalidade pós-assentamento após períodos de 7, 15 e 28 dias. A medição do diâmetro opercular dos indivíduos permitiu o cálculo das taxas de crescimento. A distribuição vertical do assentamento não reflectiu a distribuição dos organismos adultos. Elevadas taxas de assentamento foram encontradas no nível mais inferior da praia, uma zona claramente dominada por mexilhão, onde poucos *C. montagui* sobrevivem até ao estado adulto. O nível médio é dominado por *C. montagui*, apesar do assentamento ter sido menos intenso. Este estudo também reporta taxas de mortalidade cujos valores se situam entre os 0.045 ind d⁻¹ e os 0.691 ind d⁻¹; a taxa de mortalidade aumenta do nível inferior para o nível superior da praia e estas diferenças são significativas. A dissecação é provavelmente a principal causa de mortalidade e influencia a densidade da população ao aumentar a mortalidade nos níveis da praia superiores. Mais tarde, o crescimento dos mexilhões sobre as cracas parece ser a maior fonte de mortalidade pós-assentamento no nível inferior da zona entre marés. Um efeito significativo da idade no tamanho dos juvenis foi detectado. Adicionalmente, apesar de não terem sido encontradas diferenças significativas, em termos estatísticos, nas taxas de crescimento dos juvenis entre os níveis da praia, as taxas de crescimento na zona inferior, que corresponde à cintura de mexilhão, foram duas vezes superiores às medidas no nível imediatamente acima. Uma combinação de factores é responsável pelos padrões de recrutamento observados nas praias rochosas. No entanto, os processos de pós-assentamento incluindo a competição e o stress físico, mais do que simplesmente o assentamento larvar, são sugeridos como os factores mais importantes na determinação dos padrões verticais de abundância característicos de *C. montagui* nestas praias.

abstract

The majority of marine benthic invertebrates exhibit a complex life cycle that includes separate planktonic larval, and a benthic juvenile and adult phases, which occupy different habitats. In many cases larvae last for several days to several weeks in the water column, facing the problem of returning to appropriate habitats for settlement and successful metamorphosis. It is presently well recognized the importance of the spatial and temporal variation in settlement and recruitment on the structure and dynamics of benthic populations and communities. This variation is a result of the variation observed in the coastal oceanographic processes responsible for larval transport, and of interactions among larval behaviour, local hydrodynamic conditions and the characteristics of the benthic habitat. Post-settlement processes such as predation, competition and physical stress are often critical in determining the patterns of adult abundance and distribution. Barnacles as key-species in the intertidal environment are an especially interesting marine invertebrate on which to test mortality and growth rates.

The abundance and distribution of cyprid larvae and juveniles of the barnacle *Chthamalus montagui* were monitored on two shores on the northwest coast of Portugal, during the summer of 2003. Daily samplings over various vertical shore levels allowed the determination of post-settlement mortalities after 7, 15 and 28-days periods. Measuring opercular diameters of individuals allowed the calculation of juvenile growth rates. Vertical distribution of settlement did not reflect distribution of adults. High settlement rates were measured lower in the shore, a zone clearly dominated by mussels, where few *C. montagui* survive to adult stage. Mid-shore was dominated by *C. montagui*, although settlement was less intense. This study also report mortality rates ranging from 0.045 ind d⁻¹ to 0.691 ind d⁻¹ and patterns of mortality significantly different between shore levels, with mortality rate increasing from low to high intertidal. Desiccation is probably the main cause of mortality and influences population densities by increasing mortality on the upper shore. Later, overgrowth of barnacles by mussels appears to be a major source of post-settlement mortality in the low intertidal zone. A significant effect of age on size of juveniles was also detected. In addition, although differences in juvenile growth rates among shore levels were not significant in the strict statistical sense, growth rates in the low intertidal mussel zone were twice as high as those measured on the mid-shore. A combination of factors is responsible for the pattern of recruitment observed on rocky shores. However, post-settlement processes including competition and physical stress, rather than merely larval settlement, are suggested to be more significant factors in determining the characteristic vertical patterns of *C. montagui* abundance in these shores.

ÍNDICE

Agradecimentos

Resumo

Abstract

CAPÍTULO 1: Introdução

1.1. Introdução geral	3
1.2. Estrutura da dissertação	5
1.3. Objectivos	6
1.4. Processos que influenciam a taxa de assentamento larvar de invertebrados costeiros	7
1.4.1. Processos físicos de transporte.....	10
1.4.1.1. Vento	10
1.4.1.2. Afloramento e submergência costeiras.....	11
1.4.1.3. Ondas internas	13
1.4.1.4. Outros mecanismos físicos.....	13
1.4.2. Presença de estuários e baías	14
1.4.3. Distribuição das larvas na coluna de água	14
1.4.4. Processos locais de assentamento	15
1.4.4.1. Hidrodinâmica local	15
1.4.4.2. Comportamento larvar	15
1.4.4.3. Disponibilidade de substrato	16
1.5. Processos de pós-assentamento	17
1.5.1. Atraso ou falha na metamorfose.....	18
1.5.2. Perturbação biológica	18
1.5.3. Perturbação física.....	20

1.6. As cracas como espécie modelo.....	20
1.6.1. Biologia de <i>Chthamalus montagui</i>	24
1.7. Importância destes estudos	25
Referências	27

CAPÍTULO 2: Vertical distribution of settlement and early post-settlement mortality and growth rates of *Chthamalus montagui* on the NW Portuguese coast

2.1. Introduction	40
2.2. Materials and Methods.....	42
2.3. Results	47
2.3.1. Distribution of adult <i>Chthamalus montagui</i> and other flora and fauna.....	47
2.3.2. Vertical distribution of settlement and juveniles	51
2.3.3. Post-settlement mortality	52
2.3.4. Growth rate of juveniles	54
2.4. Discussion.....	56
References	60

CAPÍTULO 3: Considerações finais

3.1. Considerações finais.....	69
--------------------------------	----

CAPÍTULO 1

Introdução

1.1. Introdução geral

Ao constituírem local de transição entre oceano e continente, as zonas costeiras merecem a nossa atenção especial devido à grande diversidade de ecossistemas que aí emerge. Estes ecossistemas são, por vezes, únicos e representativos e assumem por isso um significado crucial na preservação da biodiversidade, para além do elevado valor social e cultural que lhes está normalmente associado. Em especial, as praias rochosas têm sido local privilegiado de investigação, facilitado pelo fácil acesso às zonas costeiras e motivado pelo interesse que cedo despertou nos cientistas a riqueza e diversidade aí presente e a disposição dos organismos ao longo do gradiente vertical da praia. Uma das características mais interessantes desta disposição é o facto de não ocorrer ao acaso mas sim em bandas ou cinturas distintas a determinada altura.

Os primeiros estudos ecológicos realizados nas praias rochosas recaíram sobre as comunidades marinhas da zona entre marés e tentaram explicar os padrões de zonação vertical das espécies e a sua abundância e distribuição. De um ponto de vista clássico, factores físicos (Connell, 1961a, b; Foster, 1971) e biológicos (Connell, 1961a, b; Paine, 1974; Menge, 1976; Denley & Underwood, 1979) foram considerados determinantes no estabelecimento dos limites superior e inferior dos organismos, respectivamente, sendo na maioria das vezes responsáveis pelas elevadas taxas de mortalidade pós-assentamento, que ocorrem de uma forma generalizada entre várias espécies de invertebrados marinhos (para revisão ver Gosselin & Qian, 1997; Hunt & Scheibling, 1997). Entre estas espécies, as cracas são dos animais em que a mortalidade pós-

assentamento está melhor documentada (p.ex., Grant, 1977; Wethey, 1984; Connell, 1985; Gosselin & Qian, 1996; Jarrett, 2000). Não menosprezando o papel dos factores anteriormente referidos, linhas de investigação posteriores têm permitido uma melhor compreensão dos processos ecológicos que regulam a dinâmica das populações bentónicas marinhas com fase de vida complexa, nomeadamente aqueles que influenciam a taxa de assentamento (por ex. a intensidade do fornecimento e o comportamento larvar, a disponibilidade de substrato). A taxa de assentamento pode variar espacial e temporalmente (Caffey, 1985; Gaines & Roughgarden, 1985; Kendall & Bedford, 1987; Minchinton & Scheibling, 1991; Pineda, 1994a; Carrol, 1996; Jenkins et al., 2000; Jeffery & Underwood, 2000) contribuindo para conseqüentes variações no recrutamento. A avaliação da contribuição relativa dos processos que influenciam a taxa de assentamento e dos processos de pós-assentamento para os padrões observados na população adulta tem gerado controvérsia ao longo do tempo e nem sempre é fácil de realizar. Modelos predictivos da distribuição e abundância destes organismos marinhos (Possingham & Roughgarden, 1990; Alexander & Roughgarden, 1996) devem então integrar tanto os processos pré-assentamento como os processos pós-assentamento, de forma a permitir uma avaliação correcta da contribuição de qualquer um deles para a distribuição das populações adultas sedentárias, e deverão ser baseados na compreensão mútua dos processos pelágicos e bentónicos (Connolly & Roughgarden, 1999; Menge, 2000).

A quantificação da mortalidade associada às espécies enquanto larvas planctónicas e durante as fases de pós-assentamento é difícil de determinar. Esta dificuldade resulta, em parte, da complexidade do ciclo de vida destas espécies e do conjunto de factores físicos, químicos e biológicos que afectam a dinâmica da população. Há várias formas de determinar as taxas de mortalidade larvar no plâncton (Eckman, 1996). Modelos teóricos prevêem taxas de mortalidade baseadas nas taxas de produção larvar pelos adultos bentónicos e dos tempos de desenvolvimento larvar, assumindo que a abundância de adultos está em equilíbrio. Porém, este método não permite discriminar as fontes de mortalidade. Estudos laboratoriais permitem fazer esta discriminação mas falham na impossibilidade de avaliar a mortalidade *in situ* e a interacção entre as fontes. A

amostragem sequencial de populações de larvas em condições naturais é a melhor forma de estimar taxas de mortalidade, mas não pode ser aplicada em locais com condições hidrodinâmicas muito complexas. Após o assentamento, os métodos mais comuns para determinar a mortalidade de larvas e juvenis consiste no mapeamento da posição dos indivíduos numa determinada área, em métodos fotográficos, no uso de técnicas de marcação e recaptura e na monitorização de coortes (Gosselin & Qian, 1997). A sensibilidade destes métodos é porém variável e discutível. A frequência de amostragem é crítica neste processo e, em geral, longos intervalos de tempo permitem a acção de outros processos sobre os indivíduos, introduzindo erros nas estimativas das taxas de mortalidade (Minchinton & Scheibling, 1993b; Gosselin & Qian, 1996). Esta discussão sobre a dificuldade em estimar a mortalidade durante as várias fases do ciclo de vida surge no seguimento da importância da determinação da idade e da magnitude da mortalidade para, de uma forma correcta, avaliar quando é que as pressões selectivas são mais intensas e para quantificar o seu efeito (Gosselin & Qian, 1997).

1.2. Estrutura da dissertação

A presente dissertação está organizada em três capítulos. No primeiro capítulo é feita uma introdução geral, são descritos os objectivos do trabalho e é feita uma revisão bibliográfica com base na pesquisa efectuada. Nesta revisão são apresentados alguns conceitos fundamentais e feita alusão aos principais trabalhos referentes ao assentamento larvar, à ecologia das praias rochosas, à biologia das cracas e à relevância da investigação. O segundo capítulo constitui o corpo da tese onde vai ser apresentada, pormenorizadamente, a metodologia seguida ao longo do trabalho de investigação, bem como os resultados obtidos; este capítulo é apresentado na forma de um artigo submetido a uma revista de circulação internacional (*Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*). Por fim, no terceiro capítulo, apresentam-se algumas considerações finais.

1.3. Objectivos

No âmbito do projecto ProRecruit - *Shelf processes controlling recruitment to littoral populations in an eastern oceanic boundary: using barnacles and crabs as models*, cuja finalidade é compreender as interacções do forçamento físico com a biologia das larvas que controlam o seu fornecimento aos sistemas litorais, foram medidas diariamente taxas de assentamento de larvas de cracas do género *Chthamalus* ao longo de três meses, durante o verão de 2003. Desta forma, foi possível descrever a variabilidade temporal do assentamento larvar. Os dados apresentados nesta dissertação fazem parte deste conjunto de informação. No entanto, o objectivo da presente tese foi dirigido ao estudo da distribuição vertical do assentamento larvar e das taxas de mortalidade e de crescimento, sendo apenas apresentados dados referentes a este tema.

Várias teorias ecológicas de assentamento e recrutamento de espécies rochosas intertidais têm sido formuladas para explicar os padrões de distribuição e abundância dos indivíduos adultos. Os padrões de abundância e distribuição das espécies ao longo do gradiente vertical da praia (em altura) são, geralmente, o resultado da mortalidade diferencial que actua sobre a cobertura de animais presentes na rocha. O conhecimento a uma escala local das taxas de assentamento larvar, da mortalidade pós-assentamento e das taxas de crescimento dos juvenis são fundamentais para a compreensão dos padrões anteriormente referidos.

Com esta investigação pretendeu-se conhecer a distribuição do assentamento larvar de *Chthamalus* spp. ao longo de vários níveis verticais da praia, dominados por *Chthamalus montagui*, na costa noroeste de Portugal, mais precisamente em praias da região da Ria de Aveiro. Para isso recorreu-se a um desenho experimental que permitiu quantificar o assentamento cada 25 horas (2 ciclos de maré). O padrão de assentamento das larvas foi relacionado com a densidade dos indivíduos adultos presente nos vários níveis verticais, assim como com a percentagem de cobertura de flora e fauna típica destes sistemas litorais, que pode de alguma forma interferir com as larvas que estão a assentar. Foi também possível saber como variou a mortalidade pós-assentamento entre os

níveis verticais da praia e estimar taxas de mortalidade diárias durante períodos de tempo de 7, 15 e 28 dias. Em função dos resultados, foi possível inferir sobre a importância dos factores de assentamento e de pós-assentamento na determinação dos padrões de distribuição e abundância de *C. montagui*.

Como complemento do estudo, foram feitas medições do tamanho do diâmetro opercular de juvenis com diferentes idades e assim determinadas taxas de crescimento em diferentes níveis da praia.

1.4. Processos que influenciam a taxa de assentamento larvar de invertebrados costeiros

Muitos invertebrados marinhos bentónicos assim como alguns peixes demersais têm um ciclo de vida complexo, ou seja, possuem dois ou mais estados de desenvolvimento que vivem em habitats espacialmente distintos. Estes invertebrados e peixes libertam as larvas pelágicas para a coluna de água e, dependendo da espécie, as larvas podem passar minutos a meses na coluna de água, e sofrer dispersão dos locais de origem para longas distâncias pelas correntes oceânicas (Shanks, 1995). Durante o período de dispersão as larvas enfrentam vários problemas de sobrevivência. Um deles prende-se com o regresso das larvas aos habitats de origem (Shanks, 1995) onde estas completam o seu desenvolvimento, após se fixarem. Num artigo de revisão, Pechenik (1999) discute as vantagens e desvantagens da presença de estados larvares no ciclo de vida de invertebrados marinhos bentónicos. De um modo geral, as vantagens de uma fase larvar planctónica incluem a diminuição da competição com os indivíduos adultos e a capacidade para colonizar outros locais através da dispersão larvar. O aumento da susceptibilidade à predação e ao stress ambiental são as desvantagens mais óbvias. Importa neste ponto esclarecer alguns conceitos importantes como os de assentamento e recrutamento que são frequentemente usados indiscriminadamente. De acordo com Connell (1985), o assentamento ocorre quando as larvas estabelecem contacto permanente com o substrato. Após curtos intervalos de tempo depois do assentamento, as larvas

estão sujeitas a elevadas taxas de mortalidade ou podem, simplesmente, ser destacadas do substrato. Medições a cada baixa-mar ou medições diárias são a melhor forma de medir taxas de assentamento tendo em conta as características do ecossistema em que se está a trabalhar. Em relação ao recrutamento, este não é um evento biológico como o assentamento mas sim um termo operacional, de forma que lhe tem sido atribuído várias definições que diferem de espécie para espécie. De uma forma geral, o recrutamento pode ser considerado como o número de indivíduos que sobrevivem depois de um dado período de tempo após assentamento (Connell, 1985).

A abundância de larvas no oceano (“larval pool”) determina o número de larvas potencialmente capazes de assentar (Pineda, 1994a; Jenkins et al., 2000) e resulta em primeiro lugar da variação temporal do ciclo reprodutivo dos adultos. O crescimento e a sobrevivência das larvas planctónicas vai depender de um conjunto de processos físicos, químicos e biológicos tais como a temperatura da água e a salinidade, a concentração de oxigénio, a disponibilidade de alimento adequado (este último não representa um problema para as larvas lecitotróficas) e a abundância de predadores (Eckman, 1996).

Apesar de serem muitos os processos que afectam a mortalidade entre os recrutas, eles só podem afectar as larvas que conseguem efectivamente atingir a costa e fixar-se. Um dos actuais problemas que se coloca para a gestão efectiva dos ecossistemas marinhos depende então da capacidade de identificar os processos físicos que controlam o transporte das larvas de regresso à costa, onde a população adulta ocorre, e cujas causas de variação são pouco compreendidas (Roughgarden et al., 1988, Gaines & Bertness, 1992; Pineda, 2000). Este conhecimento é fundamental para compreender, em alguns locais, flutuações na densidade populacional dos indivíduos adultos.

O seguinte esquema (Fig. 1.1.) representa de uma forma resumida os processos que influenciam a taxa de assentamento e os padrões de distribuição e abundância dos organismos marinhos bentónicos com ciclo de vida complexo. Estes processos vão ser revistos nos pontos que se seguem.

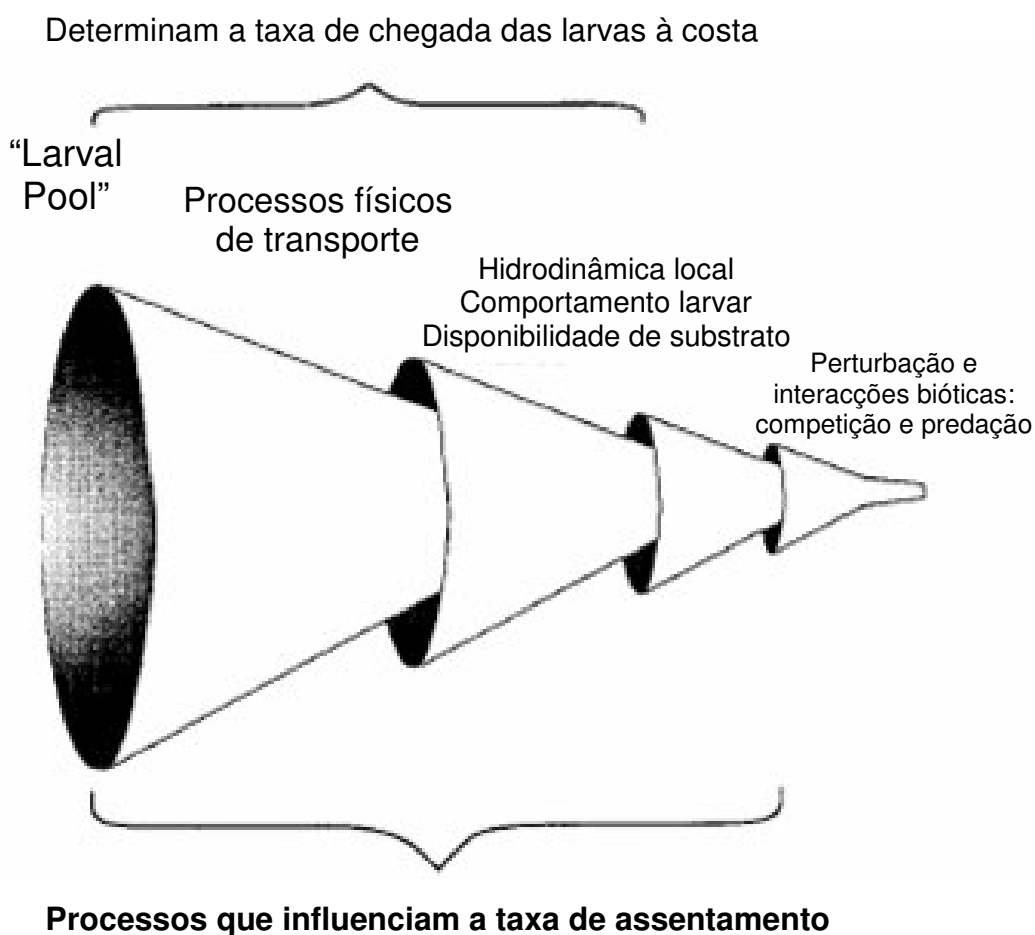


Figura 1.1. Representação esquemática dos processos que influenciam a taxa de assentamento e a distribuição e abundância das comunidades marinhas bentónicas com fase de vida larvar (adaptado de Pineda, 1994a).

1.4.1. Processos físicos de transporte

Os processos físicos são factores que influenciam o transporte das larvas em direcção à costa e são responsáveis por parte da variabilidade observada no fornecimento larvar aos sistemas costeiros e estuarinos. Estudos na costa oeste dos Estados Unidos sugerem que os fenómenos oceanográficos podem ter um efeito importante sobre a estrutura e dinâmica das comunidades rochosas intertidais (Gaines & Roughgarden, 1985; Roughgarden et al., 1988; Farrell et al., 1991; Alexander & Roughgarden, 1996; Connolly & Roughgarden, 1999; Connolly et al., 2001).

Os mecanismos que afectam a dispersão e o transporte das larvas são variados, e o processo de transporte que vai actuar com maior intensidade sobre uma espécie vai depender do comportamento da larva e da oceanografia local. Entre os principais processos físicos que afectam o transporte das larvas encontram-se a circulação de maré e a circulação induzida pelo vento.

Estes estudos incidem em invertebrados (principalmente cirrípedes Balanomorpha) mas, devido à sua importância comercial, têm sido recentemente efectuadas investigações em peixes (Jenkins et al., 1997; Pfister, 1997; Guisande et al., 2001; Santos et al., 2001; Bjorkstedt et al., 2002; Findlay & Allen, 2002; Baumar et al., 2003).

1.4.1.1. Vento

Variações anuais na direcção e intensidade do vento podem afectar a distribuição, a época do assentamento larvar e por fim o recrutamento anual das espécies (Bennell, 1981; Shanks, 1995). O vento actua sobre os padrões de assentamento ao induzir alterações na concentração de larvas junto à costa (Bertness et al., 1996).

Estudos realizados com cracas no Norte do País de Gales (Bennell, 1981) mediram maior assentamento durante períodos em que o vento soprou da costa para o largo. Esta relação apesar de aparente não foi completamente esclarecida,

e estudos efectuados posteriormente apresentam resultados contraditórios. Por exemplo, McCounnaughey et al. (1992), encontraram relações positivas entre a tensão do vento do largo para a costa e o subsequente recrutamento de megalopas de *Cancer magister*. No trabalho de Bertness et al. (1996) realizado em Narragansett Bay, Rhode Island, EUA, a densidade de larvas de *Semibalanus balanoides* na coluna de água e o assentamento diário foram fortemente correlacionados com os padrões de vento diários, tendo sido superiores no lado sul ou norte da baía, conforme o vento soprava de norte ou sul, respectivamente. Eggleston et al. (1998), ao estudarem o recrutamento da lagosta *Panulirus argus* nas Caraíbas, reportam também picos de assentamento associados a episódios de vento paralelos à costa. Como exemplo final, estudos como o de Shanks (1998) na Carolina do Norte, EUA, sugerem o transporte em direcção à costa de larvas de *Penaeus* spp. e *Uca* spp. por correntes superficiais geradas pelo vento.

1.4.1.2. Afloramento e submergência costeiros

O afloramento e submergência costeiros são fenómenos que estão directamente relacionados com o ponto anterior, uma vez que são ditados por variações na intensidade do vento. Além de afectarem o transporte das larvas, afectam também a produtividade do oceano, que por sua vez afecta a sobrevivência das larvas que se alimentam, independentemente dos processos de transporte (Shanks, 1995).

A relação entre os fenómenos ditados pela circulação gerada pelo vento e as séries temporais de assentamento são difíceis de aferir, pois existem numerosos agentes forçadores que tornam o problema complexo. Para resolver esta dificuldade e pôr em evidência a relação, é necessário utilizar uma abordagem múltipla, que consiste na utilização de vários índices de afloramento e submergência (nível da água do mar residual, temperatura da água do mar, anomalia da temperatura, tensão do vento) assim como várias técnicas de análise estatística (correlação cruzada, análise de Fourier, análise de contingência).

O fluxo ao longo da costa, resultante da intensificação e relaxamento dos ventos favoráveis à ocorrência de afloramento costeiro, afecta a disponibilidade de larvas e resulta em variações temporais e espaciais do fornecimento larvar (Wing et al., 1995b). Prevê-se que períodos de assentamento mais intensos estejam associados ao relaxamento de ventos favoráveis à ocorrência de afloramento (convergência costeira das camadas de água superficiais, salinidade mais baixa e aumento de temperatura). Pelo contrário, condições de afloramento mais fortes podem provocar perdas de larvas porque estas são transportadas para longe da costa, resultando em pobres eventos de assentamento que, em casos excepcionais, podem levar à extinção da população (Roughgarden et al., 1988; Alexander & Roughgarden, 1996). Estes resultados têm sido observados em diversos trabalhos de investigação. Porém, importa de novo referir a importância do comportamento das larvas nestes processos. Shanks et al. (2002) e Shanks et al. (2003) relatam resultados em que as larvas ficam retidas junto à costa independentemente dos fenómenos de afloramento e submergência costeiros, o que revela que certos tipos de larvas são capazes de controlar a sua dispersão pelas correntes ou seja, nem sempre actuam como partículas passivas.

Estudos sobre o papel da circulação gerada pelo vento no transporte das larvas têm sido efectuados nas margens este das bacias oceânicas, onde o afloramento costeiro é um fenómeno recorrente. Os trabalhos mais relevantes foram realizados na costa oeste dos Estados Unidos (Roughgarden et al., 1988; Farrel et al., 1991; Roughgarden et al., 1991; Wing et al., 1995a; Wing et al., 1995b; Miller & Emlet, 1997; Shkedy & Roughgarden, 1997; Connolly et al., 2001; Bjorkstedt et al., 2002; McCulloch & Shanks, 2003).

Em particular, a localização da costa oeste da Península Ibérica na margem oriental da bacia oceânica do Atlântico Norte subtropical determina muitas das suas características atmosféricas e oceanográficas. A costa oeste de Portugal é fortemente controlada pela circulação atmosférica, estando a circulação costeira dependente de fenómenos de afloramento e submergência forçados pela acção de ventos predominantes do quadrante Norte (Fiúza et al., 1982). Estudos sobre os efeitos desses fenómenos no transporte dos organismos marinhos foram já realizados na costa oeste portuguesa em espécies comercialmente importantes

como a sardinha e o carapau (Santos et al., 2001) e o caranguejo verde, *Carcinus maenas* (Almeida & Queiroga 2003).

1.4.1.3. Ondas internas

As ondas internas podem ser formadas pela interacção das correntes de maré com a topografia do fundo marinho (Shanks, 1995). Na zona de convergência formada pela rebentação das ondas internas, uma diversidade de larvas pode ser aprisionada e transportada até à costa arrastada por este movimento (Shanks, 1995).

Muita da investigação realizada associa as ondas internas com o regresso de elevadas densidades de larvas de peixes e invertebrados à costa (Shanks, 1983, 1986, 1988; Shanks & Wright, 1987; Pineda, 1991, 1994b). Este fenómeno é muito complexo e a descrição física dos seus efeitos é difícil de formular. No entanto, a rebentação das ondas internas e a associada advecção perpendicular à costa parece ser mais intensa durante períodos de marés-vivas e maior estratificação da coluna de água (Pineda, 1991, 1994b).

1.4.1.4. Outros mecanismos físicos

A época reprodutiva e o recrutamento dos organismos marinhos é muitas vezes ditado por eventos relacionados com o ciclo lunar (Connell, 1985; Eggleston et al., 1998; Findlay & Allen, 2002) que resultam em diferenças na amplitude média de maré.

Estudos sobre a periodicidade das marés no assentamento de cypris revelam picos de assentamento vários dias antes das marés-vivas (Shanks, 1986). O fornecimento de megalopas de caranguejos a estuários e mangais também ocorre por pulsos coincidentes com as marés-vivas (Paula et al., 2001), assim como pode acontecer com o assentamento em algumas espécies de peixes como descrito para o peixe de recife *Paralabrax clathratus* (Findlay & Allen, 2002).

Menos evidência suporta outros mecanismos propostos (revistos por Shanks, 1995) como a circulação de Langmuir, as correntes de maré residual e o fluxo gerado pela densidade.

1.4.2. Presença de estuários e baías

A natureza irregular da linha costeira decorrente da presença de estuários e baías, pode por si só gerar variações substanciais no transporte das larvas ao impedir que estas alcancem habitats mais favoráveis (alteram o padrão de retenção) e, conseqüentemente, induzir variações no recrutamento das populações marinhas (Gaines & Bertness, 1992).

1.4.3. Distribuição das larvas na coluna de água

A distribuição das larvas na coluna de água é um processo de pré-assentamento que pode condicionar os padrões de distribuição observados ao longo do gradiente vertical da praia e que está dependente da hidrodinâmica e do próprio comportamento larvar (Miron et al., 1995). Por exemplo, se ocorrer a estratificação das larvas na coluna de água, a zonação dos adultos na praia pode ser reflexo directo da zonação vertical das cypris no plâncton, segundo observações feitas para *Balanus glandula* e *B. crenatus* na Califórnia (Grosberg, 1982). Gaines et al. (1985) mostraram também que a variação espacial do assentamento em *B. glandula* reflectiu a distribuição espacial das cypris na coluna de água. De forma semelhante, Miron et al., (1995) encontraram fortes correlações entre o número de larvas de *S. balanoides* recolhidas junto ao fundo, e o número de indivíduos amostrados no baixo nível intertidal.

Importa referir que, para estimar a concentração de larvas na costa é necessário examinar a distribuição destas a várias profundidades.

1.4.4. Processos locais de assentamento

Processos locais de assentamento actuam a uma pequena escala, sobre as larvas que foram efectivamente transportadas para a costa. Estes factores são responsáveis pelos padrões espaciais de assentamento observados.

1.4.4.1. Hidrodinâmica local

Em costas rochosas intertidais, a hidrodinâmica local pode influenciar o fornecimento das larvas planctónicas e a sua distribuição ao habitat adulto. Os processos hidrodinâmicos actuam por vezes à escala de centímetros e, como acima referido, influenciam a distribuição das larvas na coluna de água. A baixa capacidade natatória da maioria das larvas faz com que estes processos tenham um papel dominante na determinação do contacto das larvas com o substrato (Eckman, 1996). As condições de hidrodinamismo podem também determinar os tempos de imersão na zona intertidal que provocam diferenças no número de larvas entre os níveis da zona de marés, como descrito por Minchinton & Scheibling (1991) em cypris de *S. balanoides*.

1.4.4.2. Comportamento larvar

As larvas podem ser selectivas na escolha do substrato e reconhecer diferenças neste que variam de acordo com o nível vertical da superfície de assentamento, onde se fixam de forma diferencial (Raimondi, 1991; Satumanatpan & Keough, 2001). Em alguns casos a selecção de habitat dita os padrões de distribuição dos adultos. Segundo Keough & Downes (1982), o comportamento larvar actua de várias formas: as larvas testam se o substrato é ou não apropriado mas não o exploram extensivamente; as larvas exploram o substrato mas assentam ao acaso em qualquer superfície apropriada; as larvas exploram o substrato e seleccionam activamente um microhabitat onde assentam.

Tem sido descrito o assentamento preferencial das cypris em fendas e buracos em substrato natural (por ex. Wethey, 1984; Pineda, 1994a) e artificial (observação pessoal). Os padrões espaciais locais observados em cirrípedes da zona entre marés são também atribuídos à presença de indivíduos da mesma espécie e a assentamento gregário (Wethey, 1984; Bertness et al., 1992). O comportamento larvar decorre geralmente no seguimento de pistas de assentamento químicas produzidas por espécies típicas de determinados níveis da praia (Raimondi, 1988), físicas como a textura da superfície e presença de outros indivíduos (Crisp, 1961 *in* Wethey, 1984), assim como da presença de filmes microbianos.

1.4.4.3. Disponibilidade de substrato

O número de larvas que assentam em determinado local tem sido positivamente relacionado com a disponibilidade de substrato (Minchinton & Scheibling, 1993a), e a influência deste factor pode ser estudado examinando taxas de assentamento dentro (Denley & Underwood, 1979; Gaines & Roughgarden, 1985; Minchinton & Scheibling, 1993a) e entre locais (Bertness et al., 1992).

Bertness et al. (1992) coloca o problema de que estimativas de abundância larvar, em cracas, baseadas em taxas de assentamento em superfícies limpas de indivíduos da mesma espécie podem ser mal interpretadas, visto que o assentamento varia muito em função da disponibilidade de substrato. Em locais com forte assentamento, a superfície fica rapidamente saturada e as larvas que chegam mais tarde, na época de assentamento, deixam de ser selectivas ou são conduzidas a locais menos atractivos (Bertness et al., 1992). Este processo pode ser mais acentuado para espécies menos selectivas como *Chthamalus* spp. (Pineda, 1994a). Outros estudos como os de Pineda (1994a) apoiam e complementam os de Bertness et al. (1992) ao verificarem que a intensificação do assentamento resulta de uma diminuição na disponibilidade da área de assentamento.

A existência de microhabitats como fendas ou poças de maré, alguns dos quais mais favoráveis ao assentamento das espécies, e a presença ou ausência de indivíduos da mesma espécie, que diminui ou aumenta a disponibilidade de substrato são então características locais que provocam variações de assentamento.

1.5. Processos de pós-assentamento

Muito frequentemente as larvas assentam numa gama vertical da praia mais extensa do que aquela onde os adultos são observados. Quando os processos de pré-assentamento e assentamento não são suficientes para explicar os padrões dos organismos na praia, a influência dos processos de pós-assentamento é sem dúvida importante. Estudos de campo e modelos teóricos para cracas indicam que a distribuição e abundância das populações adultas intertidais são principalmente determinadas por processo de pós-assentamento (competição, predação e stress físico) quando as taxas de assentamento são elevadas (Connell, 1985). Na maioria das vezes estes processos provocam elevadas taxas de mortalidade que ocorrem logo ou durante os primeiros dias após o assentamento (Keough & Downes, 1982; Gosselin & Qian, 1996; Jarret, 2000). A morte ocorre nos sucessivos estados de vida (desde as larvas que assentaram aos juvenis e adultos) porém, a sensibilidade destes estados é diferente. Jarrett (2000) sugere, num estudo com *S. Balanoides*, que a mortalidade durante o período pré-metamórfico é no mínimo igual ou superior à mortalidade durante o período juvenil. Logo, os processos que operam entre as várias fases de vida (incluindo os que regulam a mortalidade) são diferentes (Gosselin & Qian, 1997).

O papel da predação, competição e perturbação física na estrutura e regulação das comunidades marinhas tem sido elucidado na zona costeira de muitos países e regiões, mas estes processos podem variar consideravelmente entre locais (Schiel, 2004).

1.5.1. Atraso ou falha na metamorfose

Estudos de campo com diversas espécies de cracas demonstraram que a capacidade de sofrer metamorfose e a sobrevivência pós-assentamento é reduzida (Connell, 1961a; Raimondi, 1990; Gosselin & Qian, 1996). A interacção de factores como o conteúdo energético das larvas, a temperatura ambiente assim como a susceptibilidade específica das espécies pode resultar na diminuição da capacidade de seleccionar substrato, na indução de atrasos ou mesmo na total incapacidade de sofrer metamorfose assim como na diminuição de crescimento dos juvenis (Hunt & Scheibling, 1997; Jarret & Pechenik, 1997).

Jarret & Pechenik (1997) demonstraram para *S. balanoides* que as cypris que assentaram no mesmo local de estudo em dias diferentes e durante a mesma época de recrutamento possuíam conteúdo orgânico diferente, uma medida da energia disponível para desencadear a metamorfose. Esta diferença pode ditar alterações dramáticas no sucesso de recrutamento através do efeitos sobre o sucesso de metamorfose e de crescimento e sobrevivência dos juvenis. Estudos de campo e laboratoriais realizados posteriormente (Jarrett, 2003) confirmam os resultados anteriores.

1.5.2. Perturbação biológica

As comunidades naturais são geralmente representadas por um conjunto de diversas espécies. O processo de interacção entre elas pode ocorrer numa variedade de formas (para revisão ver Gosselin & Qian, 1997; Hunt & Scheibling, 1997) que são determinantes na distribuição dos organismos.

Exemplo de perturbação biológica é o caso da actividade herbívora, desencadeada principalmente por moluscos, sobre as algas que cobrem as rochas da zona entre marés. A actividade herbívora controla o crescimento das algas libertando espaço de colonização para outros organismos, desempenhando desta forma um papel indirecto na estruturação de populações de cracas, por exemplo (Petraitis, 1983; Caffey, 1985). As algas podem crescer sobre os

organismos presentes na rocha e provocar a eliminação destes (Bertness, 1989), alterar o regime hidrodinâmico e actuar como uma barreira ao fornecimento de larvas ao substrato (Jenkins et al., 1999 *in* Hancock & Petraitis, 2001), ou diminuir a velocidade das correntes e a turbulência facilitando desta forma o assentamento (Leonard, 1999). Porém, as interacções entre a cobertura de macroalgas, herbívoros e cracas são complexas e podem ter efeitos opostos como descrito por Hancock & Petraitis (2001).

A predação é, em termos de biodiversidade, fundamental para o equilíbrio entre as populações de predadores e presas e regula muitas vezes a abundância de um organismo sésil que podia de outra forma monopolizar o espaço disponível (Lively & Raimondi, 1987). No estudo clássico sobre os efeitos da predação de *Thais lapillus* sobre as populações naturais de *Balanus balanoides* (actualmente *Semibalanus balanoides*) Connell (1961a) concluiu que a predação do gastrópode sobre as cracas mais velhas reduziu a competição intra-específica e forneceu espaço para o assentamento de novos indivíduos. A predação por canibalismo também ocorre entre os organismos; *S. balanoides* reduziu significativamente o assentamento de larvas de cirrípedes ao predar indivíduos da mesma e de outras espécies (Navarrete & Wieters, 2000).

As formas mais comuns de competição ocorrem por espaço e alimento. Os organismos desenvolvem várias estratégias para eliminar os indivíduos vizinhos crescendo por cima destes, esmagando-os ou tapando-os da luz solar. Exemplos clássicos de competição intra e interespecífica estão descritos nos estudos de Connell (1961a) para *S. balanoides* e Connell (1961b) entre *Chthamalus stellatus* e *S. balanoides*, respectivamente. Quando a densidade ou o crescimento de espécies como cracas é favorável ao desenvolvimento de amontoados de indivíduos, a probabilidade destes serem mortos por danos directos, deslocados pelos indivíduos vizinhos ou de assumir formas instáveis de crescimento, que facilmente são removidas pelas tempestades, aumenta (Connell, 1961a; Bertness, 1989). Por outro lado, em habitats onde as condições físicas são desfavoráveis, como as que ocorrem nos níveis superiores da praia, elevadas densidades de recrutas podem favorecer a sobrevivência dos indivíduos, que funcionam como um tampão contra as agressões térmicas (Lively & Raimondi, 1987; Bertness,

1989). Bertness et al. (1998) também reporta resultados positivos na sobrevivência de *S. balanoides* quando os indivíduos se acumulam em amontoados.

A competição interespecífica por espaço é hierárquica e, por vezes, a espécie dominante pode ocupar uma área inteira como acontece quando, na ausência de predadores de mexilhão, estes dominarem sobre as cracas (Lively & Raimondi, 1987). Num trabalho recente, Wethey (2002) associa a determinação do limite geográfico de *Chthamalus fragilis* em New England, Massachusetts, ao balanço entre o clima e a competição desta espécie com *S. balanoides*.

1.5.3. Perturbação física

Trabalhos de investigação realizados (Connell, 1961a, b; Bertness, 1989; Wethey; 2002; Chan & Williams, 2003) sugerem que a perturbação física (principalmente a provocada pelo stress térmico) nos habitats entre marés é frequentemente uma causa de mortalidade entre os recrutas. Neste habitat, as condições físicas variam em poucas horas entre extremos, e os organismos que ali habitam têm que se adaptar às constantes variações de temperatura, salinidade, oxigénio, luz e pH (Little & Kitching, 1996). A tolerância dos organismos aos extremos ambientais delimita geralmente a sua distribuição superior (Raffaelli & Hawkins, 1996). A forte acção das ondas é também muitas vezes responsável pelas elevadas taxas de mortalidade entre os recrutas (Connell, 1961a).

1.6. As cracas como espécie modelo

É nas praias rochosas que as cracas se encontram em maior número, onde constituem um dos grupos dominantes de macro-organismos. Dado que a sua presença tem influência na fixação de outras espécies (por ex. Lively & Raimondi, 1987), são consideradas elementos chave nestas comunidades. A grande

superfície de fixação e as placas calcárias que protegem o corpo do animal tornam as cracas altamente adaptadas à vida nas rochas intertidais sujeitas à acção de ondas e correntes. Muitas espécies de cracas têm-se adaptado à vida noutros substratos para além do rochoso tais como mangais, onde se fixam sobre o tronco e às raízes das plantas vasculares (Bayliss 1993; Satumanatpan & Keough, 1999, 2001; Ross, 2001), ou como comensais num variado tipo de hospedeiros (esponjas, hidrozoários, octocorais, caranguejos, tartarugas e baleias).

Como modelo biológico para a investigação proposta nesta dissertação as cracas são particularmente bons organismos, pois as diferentes fases do seu ciclo de vida são facilmente identificadas e recolhidas (Roughgarden et al., 1988; Bertness et al., 1992; Jenkins et al., 2000). Além disso, a abundância de cracas à escala mundial, o fácil acesso às costas rochosas e a importância de algumas espécies como incrustantes em navios, bóias e outras estruturas marinhas faz com que figurem em muitos estudos de ecologia marinha (Foster, 1987) e permite actualmente um vasto conhecimento do grupo (Southward, 1987).

As cracas são crustáceos cirrípedes dos quais cerca de 900 espécies exclusivamente marinhas estão descritas, a maioria de vida livre, mas existindo também espécies comensais e parasitas (Ruppert & Barnes, 1994). As cracas não libertam os gâmetas no mar, mas reproduzem-se por fertilização interna. A maioria é hermafrodita e a fertilização cruzada é a regra, possuindo para isso longos pénis extensíveis que são inseridos nas cavidades do manto dos organismos vizinhos para a deposição do esperma (Ruppert & Barnes, 1994).

Como muitos outros animais, as cracas têm um ciclo de vida complexo que difere tanto em dieta como em habitat. Na maioria das cracas o ciclo de vida tem três fases distintas: larvas nauplius planctotróficas, larvas cypris lecitotróficas e fases juvenil e adulta sedentárias. A cypris, último estado larvar no qual todo o corpo está encerrado numa carapaça bivalve (Fig. 1.2.A), tem de regressar do ambiente pelágico para a costa, onde se fixa ao substrato (Fig. 1.2.B) para aí continuar o seu desenvolvimento através de uma série de metamorfoses (Ruppert & Barnes, 1994). Em contacto com o substrato, a cypris inicia uma fase de exploração e fixa-se de uma forma temporária; o assentamento permanente pode

não ocorrer se o substrato não for favorável (Hui & Moyse, 1987). Desta forma a cypris regressa ao mar e continua a sofrer dispersão até eventualmente encontrar substrato mais atractivo. Caso contrário, a cypris fixa-se ao substrato de forma permanente.

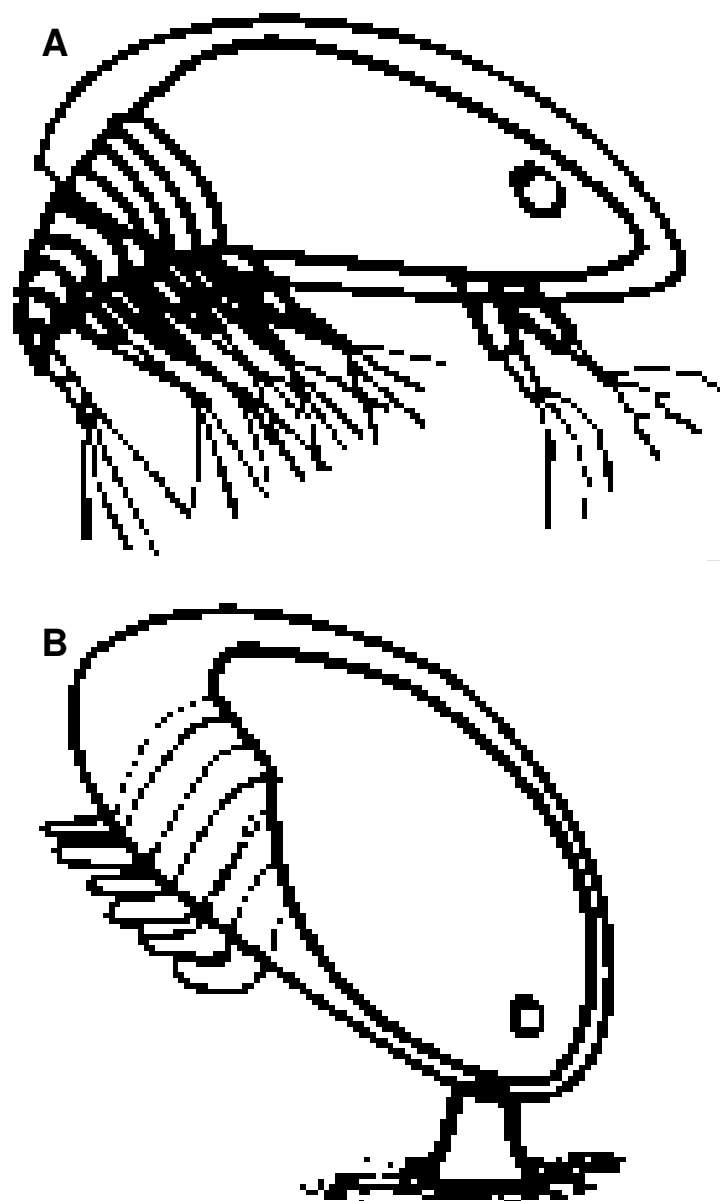


Figura 1.2. Estado larvar cypris (A) e cypris após assentamento (B).

Há vários factores que parecem contribuir para a selecção de habitat pelas cypris, e aumentar a probabilidade de assentamento gregário do qual a reprodução dos adultos depende. Estes são factores físicos, químicos ou uma

combinação dos dois (O'Connor & Richardson, 1998; Wright & Boxshall, 1999). O assentamento gregário das cypris em superfícies onde existem ou onde já tinham assentado indivíduos da mesma espécie deve ser entendido como uma forma de evitar assentar em locais não favoráveis (Hui & Moyse, 1987).

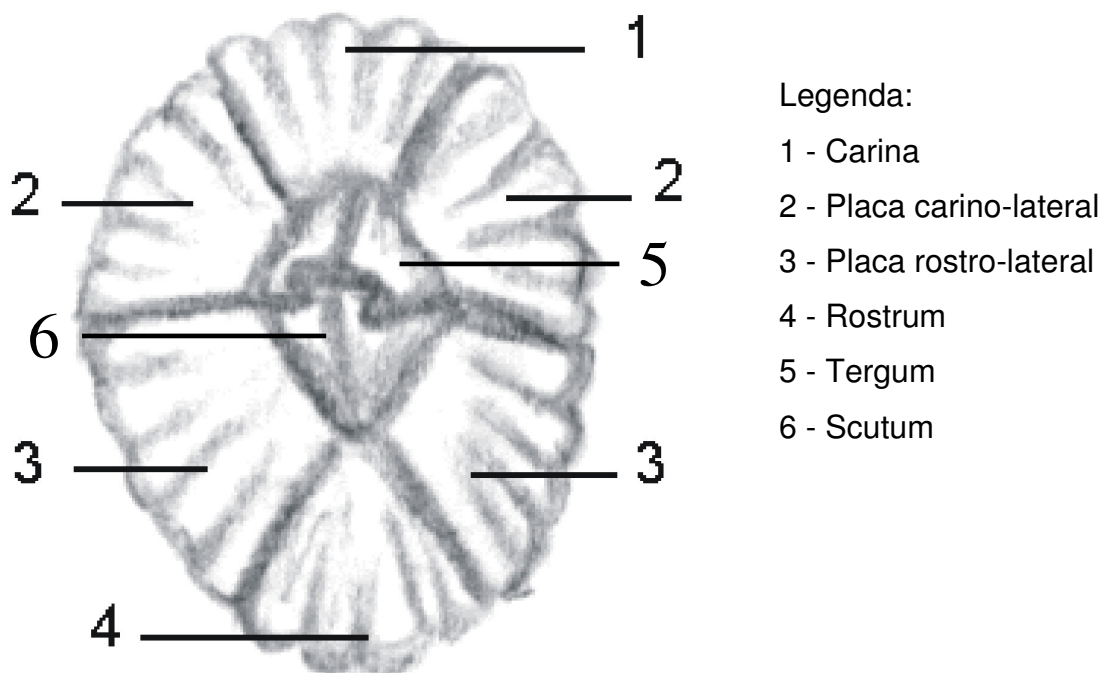


Figura 1.3. Esquema da morfologia externa de um cirrípede Balanomorpha.

A carapaça bivalve da cypris é no animal adulto uma concha com múltiplas placas calcárias (Fig.1.3.) que caracterizam os adultos da ordem Thoracica. As placas encerram a cavidade do manto na qual o corpo está suspenso.

1.6.1. Biologia de *Chthamalus montagui*

Na realização desta tese foi alvo de estudo uma das espécies de cracas mais comuns na costa do Atlântico Sul da Europa, *Chthamalus montagui* Southward, cuja distribuição geográfica se estende desde o mar da Escócia até ao mar Mediterrâneo e Norte de África (Crisp et al., 1981). *C. montagui* é pouco comum ou mesmo ausente em ilhas oceânicas como as dos Açores e Madeira (Crisp et al., 1981), e está bem adaptada a estuários e águas costeiras onde a suspensão de matéria particulada lhe é altamente favorável (Southward, 1976; Crisp et al., 1981).

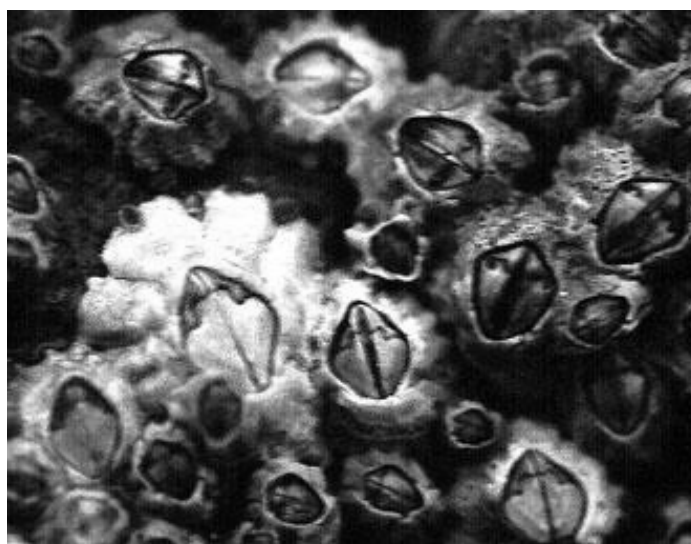


Figura 1.4. Alguns exemplares de *Chthamalus montagui*

Esta é a craca mais abundante na zona intertidal de substrato rochoso de Portugal Continental (Cruz, 1999; Range & Paula, 2001). A outra espécie europeia de *Chthamalus*, *Chthamalus stellatus* (Poli), é mais rara na costa portuguesa e mesmo ausente em algumas praias. Quando coexiste com *C. montagui* está confinada à zona inferior de distribuição das cracas.

Na costa oeste de Portugal, o recrutamento de *Chthamalus* spp. ocorre quase continuamente durante todo o ano, com picos no verão (de Julho a Setembro) e quebra nos meses de inverno (Range & Paula, 2001). Porém, parece existir um padrão de variação do período e da intensidade de recrutamento com a latitude,

ao longo da costa Atlântica. O recrutamento começa mais cedo no ano, estende-se por mais tempo e é superior em latitudes mais a sul (Range & Paula, 2001), ao contrário do recrutamento das espécies junto do seu limite norte de distribuição (Bennell, 1981; Kendall & Bedford, 1987). Este padrão está directamente relacionado com variações do ciclo reprodutivo com a latitude (O’Riordan et al., 1995) que são facilmente explicáveis pelas variações de temperatura.

1.7. Importância destes estudos

As cracas têm sido exaustivamente usadas como organismos teste em estudos que investigam modelos ecológicos de competição e predação (Connell, 1961a, b), de dispersão e recrutamento (Grosberg, 1982; Caffey, 1985; Gaines & Roughgarden, 1985 ; Roughgarden et al., 1988; Raimondi 1990) e em modelos demográficos para espécies com ciclos de vida complexos (Roughgarden et al., 1985; Possingham & Roughgarden, 1990; Possingham et al., 1994; Alexander & Roughgarden, 1996). Apesar da extensa informação existente para um grupo variado de espécies de cracas, os objectivos propostos nesta tese têm como propósito tentar colmatar a falta de informação sobre os processos que controlam os padrões de distribuição em *Chthamalus montagui*, em particular na costa noroeste de Portugal. Estudos anteriores realizados à escala europeia (Kendall & Bedford, 1987; Cruz, 1999; Power, 1999; Range & Paula, 2001; Delany et al., 2003) revelam variações espaciais e temporais no assentamento e recrutamento de *Chthamalus* spp..

Num âmbito mais amplo, fora do alcance da presente dissertação, o estudo interdisciplinar dos processos naturais que ocorrem na costa relacionados com eventos atmosféricos, pode ser o ponto de partida para o desenvolvimento de estratégias de gestão sustentáveis para os crustáceos cirrípedes, alguns dos quais representam espécies de grande interesse ecológico e económico (veja-se o caso dos percebes). Este conhecimento poderá ser de grande utilidade para outras espécies com fase larvar no seu ciclo de vida, incluindo muitos invertebrados estuarinos e neríticos assim como peixes com importância

comercial, para além da gestão de espécies perto da extinção e do controlo de outras não desejadas.

Especial atenção requer actualmente o impacto humano sobre os oceanos, que tem resultado num esforço para proteger e recuperar ecossistemas marinhos, para o que é necessário um conhecimento profundo das dinâmicas das populações e do recrutamento das espécies que são afectadas pela dispersão larvar. Mais uma vez é de realçar a importância em distinguir as possíveis causas dos padrões e densidades observados nos indivíduos adultos para uma gestão efectiva de espécies importantes. Como exemplo, elevada mortalidade dos juvenis pode ser controlada com recurso a modificações experimentais no terreno, enquanto que variações resultantes de eventos no plâncton, dada a sua complexidade e extensão, são impossíveis de controlar (Keough & Downes, 1982).

A circulação física regula ainda a dispersão larvar que determina o fluxo de genes entre populações espacialmente distintas. Porém, no ambiente marinho é quase impossível “medir” a dispersão larvar de forma que actualmente, e num futuro próximo, a investigação genética das populações marinhas juntamente com modelos de circulação física permite e permitirá compreender o funcionamento das populações à escala espacial e temporal (Drouin et al., 2002; Gilg & Hilbish, 2003).

Referências

- Alexander SE, Roughgarden J, 1996. Larval transport and population dynamics of intertidal barnacles: a coupled benthic/oceanic model. *Ecological Monographs* 66, 259-275.
- Almeida MJ, Queiroga H, 2003. Physical forcing of onshore transport of crab megalopae in the northern Portuguese upwelling system. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 57, 1091-1102.
- Baumar JME, Quintero A, Bussière D, Dodson JJ, 2003. Reproduction and recruitment of white mullet (*Mugil curema*) to a tropical lagoon (Margarita Island, Venezuela) as revealed by otolith microstructure. *Fishery Bulletin* 101, 809-821.
- Bayliss DE, 1993. Spatial distribution of *Balanus amphitrite* and *Elminius adalaidae* on mangrove pneumatophores. *Marine Biology* 116, 251-256.
- Bennell SJ, 1981. Some observations on the littoral barnacle populations of North Wales. *Marine Environmental Research* 5, 227-240.
- Bertness MD, 1989. Intraspecific competition and facilitation in a northern acorn barnacle population. *Ecology* 70, 257-268.
- Bertness MD, Gaines SD, Ming YS, 1998. Making mountains out of barnacles: the dynamics of barnacle hummocking. *Ecology* 79, 1382-1394.
- Bertness MD, Gaines SD, Wahle RA, 1996. Wind-driven settlement patterns in the acorn barnacle *Semibalanus balanoides*. *Marine Ecology Progress Series* 137, 103-110.
- Bertness MD, Gaines SD, Stephens EG, Yund PO, 1992. Components of recruitment of the acorn barnacle *Semibalanus balanoides* (Linnaeus). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 156, 199-215.
- Bjorkstedt EP, Rosenfeld LK, Grantham BA, Shkedy Y, Roughgarden J, 2002. Distributions of larval rockfishes *Sebastes* spp. across nearshore fronts in a coastal upwelling region. *Marine Ecology Progress Series* 242, 215-228.
- Caffey, H, 1985. Spatial and temporal variation in settlement and recruitment of intertidal barnacles. *Ecological Monographs* 55, 313-332.

- Carroll ML, 1996. Barnacle population dynamics and recruitment regulation in southcentral Alaska. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 199, 285-302.
- Chan BKK, Williams GA, 2003. The impact of physical stress and molluscan grazing on the settlement and recruitment of *Tetraclita* species (Cirripedia: Balanomorpha) on a tropical shore. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 284, 1-23.
- Connell JH, 1961a. Effects of competition, predation by *Thais lapillus*, and other factors on natural populations of the barnacle *Balanus balanoides*. *Ecological Monographs* 31, 61-104.
- Connell JH, 1961b. The influence of interspecific competition and other factors on the distribution of the barnacle *Chthamalus stellatus*. *Ecology* 42, 710-723.
- Connell JH, 1985. The consequences of variation in initial settlement vs. post-settlement mortality in rocky intertidal communities. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 93, 11-45.
- Connolly SR, Roughgarden J, 1999. Theory of marine communities: competition, predation, and recruitment-dependent interactions strength. *Ecological Monographs* 69, 277-296.
- Connolly SR, Menge BA, Roughgarden J, 2001. A latitudinal gradient in recruitment of intertidal invertebrates in the northeast Pacific Ocean. *Ecology* 82, 1799-1813.
- Crisp DJ, Southward AJ, Southward EC, 1981. On the distribution of the intertidal barnacles *Chthamalus stellatus*, *Chthamalus montagui* and *Euraphia depressa*. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 61, 359-380.
- Cruz T, 1999. Settlement patterns of *Chthamalus* spp. at Praia da Oliveirinha (SW Portugal). *Acta Oecologica* 20, 285-287.
- Delany J, Myers AA, McGrath D, O'Riordan RM, Power AM, 2003. Role of post-settlement mortality and 'supply-side' ecology in setting patterns of intertidal distribution in the chthamalid barnacles *Chthamalus montagui* and *C. stellatus*. *Marine Ecology Progress Series* 249, 207-214.

- Denley EJ, Underwood AJ, 1979. Experiments on factors influencing settlement, survival, and growth of two species of barnacles in New South Wales. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 36, 269-293.
- Drouin C-A, Bourget E, Tremblay R, 2002. Larval transport processes of barnacle larvae in the vicinity of the interface between two genetically different populations of *Semibalanus balanoides*. *Marine Ecology Progress Series* 229, 165-172.
- Eckman JE, 1996. Closing the larval loop: linking larval ecology to the population dynamics of marine benthic invertebrates. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 200, 207-237.
- Eggleston DB, Lipcius RN, Marshall Jr LS, Ratchford SG, 1998. Spatio temporal variation in postlarval recruitment of the Caribbean spiny lobster in the central Bahamas: lunar and seasonal periodicity, spatial coherence, and wind forcing. *Marine Ecology Progress Series* 174, 33-49.
- Farrell TM, Bracher D, Roughgarden J, 1991. Cross-shelf transport causes recruitment to intertidal populations in central California. *Limnol. Oceanogr.* 36, 279-288.
- Findlay AM, Allen LG, 2002. Temporal patterns of settlement in the temperate reef fish *Paralabrax clathratus*. *Marine Ecology Progress Series* 238, 237-248.
- Fiúza AFG, Macedo ME, Guerreiro MR, 1982. Climatological space and time variation of the Portuguese coastal upwelling. *Oceanologica Acta* 5, 31-40.
- Foster BA, 1971. Desiccation as a factor in the intertidal zonation of barnacles. *Marine Biology* 8, 12-29.
- Foster BA, 1987. Barnacle ecology and adaptation. In AJ Southward (ed), *Crustacean Issues*, vol. 5, *Barnacle Biology*. Rotterdam: AA Balkema, pp. 113-133.
- Gaines SD, Bertness MD, 1992. Dispersal of juveniles and variable recruitment in sessile marine species. *Nature* 360, 579-580.
- Gaines S, Roughgarden J, 1985. Larval settlement rate: a leading determinant of structure in an ecological community of the marine intertidal zone. *Proceedings of the National Academy of Sciences (USA)* 82, 3707-3711.

- Gaines S, Brown S, Roughgarden J, 1985. Spatial variation in larval concentration as a cause of spatial variation in settlement for the barnacle, *Balanus glandula*. *Oecologia* 67, 267-272.
- Gilg MR, Hilbish TJ, 2003. The geography of marine larval dispersal: coupling genetics with fine-scale physical oceanography. *Ecology* 84, 2989-2998.
- Gosselin LA, Qian P-Y, 1996. Early post-settlement mortality of an intertidal barnacle: a critical period for survival. *Marine Ecology Progress Series* 135, 69-75.
- Gosselin LA, Qian P-Y, 1997. Juvenile mortality in benthic marine invertebrates. *Marine Ecology Progress Series* 146, 265-282.
- Grant WS, 1977. High intertidal community organization on a rocky headland in Maine, USA. *Marine Biology* 44, 15-25.
- Grosberg RK, 1982. Intertidal zonation of barnacles: the influence of planktonic zonation of larvae on the vertical distribution of adults. *Ecology* 63, 894-899.
- Guisande C, Cabanas JM, Vergara AR, Riveiro I, 2001. Effect of climate on recruitment success of Atlantic Iberian sardine *Sardina pilchardus*. *Marine Ecology Progress Series* 223, 243-250.
- Hancock KM, Petraitis PS, 2001. Effects of herbivorous snails and macroalgal canopy on recruitment and early survivorship of the barnacle *Semibalanus balanoides* (L.). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 257, 205-218.
- Hui E, Moyse J, 1987. Settlement patterns and competition for space. In AJ Southward (ed), *Crustacean Issues*, vol. 5, *Barnacle Biology*. Rotterdam: AA Balkema, pp. 363-376.
- Hunt HL, Scheibling RE, 1997. Role of early post-settlement mortality in recruitment of benthic marine invertebrates. *Marine Ecology Progress Series* 155, 269-301.
- Jarrett JN, 2000. Temporal variation in early mortality of an intertidal barnacle. *Marine Ecology Progress Series* 204, 305-308.
- Jarrett JN, 2003. Seasonal variation in larval condition and postsettlement performance of the barnacle *Semibalanus balanoides*. *Ecology* 84, 384-390.

- Jarrett JN, Pechenik JA, 1997. Temporal variation in cyprid quality and juvenile growth capacity for an intertidal barnacle. *Ecology* 78, 1262-1265.
- Jeffery CJ, Underwood AJ, 2000. Consistent spatial patterns of arrival of larvae of the honeycomb barnacle *Chamaesipho tasmanica* Foster and Anderson in New South Wales. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 252, 109-127.
- Jenkins GP, Black KP, Wheatley MJ, Hatton DN, 1997. Temporal and spatial variability in recruitment of a temperate, seagrass-associated fish is largely determined by physical processes in the pre and post-settlement phases. *Marine Ecology Progress Series* 148, 23-35.
- Jenkins SR, Aberg P, Cervin G, Coleman RA, Delany J, Della Santina P, Hawkins SJ, LaCroix E, Myers AA, Lindergarth M, Power A-M, Roberts MF, Hartnoll RG, 2000. Spatial and temporal variation in settlement and recruitment of intertidal barnacle *Semibalanus balanoides* (L.) (Crustacea: Cirripedia) over a European scale. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 243, 209-225.
- Kendall MA, Bedford ML, 1987. Reproduction and recruitment of the barnacle *Chthamalus montagui* at Aberystwyth (mid-Wales). *Marine Ecology Progress Series* 38, 305-308.
- Keough MJ, Downes BJ, 1982. Recruitment of marine invertebrates: the role of active larval choices and early mortality. *Oecologia* 54, 348-352.
- Leonard JH, 1999. Positive and negative effects of intertidal algal canopies on recruitment and survival of barnacles. *Marine Ecology Progress Series* 178, 241-249.
- Little C, Kitching JA, 1996. *The Biology of rocky shores*. Oxford University Press, Oxford.
- Lively CM, Raimondi PT, 1987. Desiccation, predation, and mussel-barnacle interactions in the northern Gulf of California. *Oecologia* 74, 304-309.
- McConnaughey RA, Armstrong DA, Hickey BM, Gunderson DR, 1992. Juvenile Dungeness Crab (*Cancer magister*) recruitment variability and oceanic transport during the pelagic larval phase. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 49, 2028-2044.

- McCulloch A, Shanks AL, 2003. Topographically generated fronts, very nearshore oceanography and the distribution and settlement of mussel larvae and barnacle cyprids. *Journal of Plankton Research* 25, 1427-1439.
- Menge BA, 1976. Organization of the New England rocky intertidal community: role of predation, competition, and environmental heterogeneity. *Ecological Monographs* 46, 355-393
- Menge BA, 2000. Recruitment vs. postrecruitment processes as determinants of barnacle population abundance. *Ecological Monographs* 70, 265-288.
- Miller BA, Emlet RB, 1997. Influence of nearshore hydrodynamics on larval abundance and settlement of sea urchins *Strongylocentrotus franciscanus* and *S. purpuratus* in the Oregon upwelling zone. *Marine Ecology Progress Series* 148, 83-94.
- Minchinton TE, Scheibling RE, 1991. The influence of larval supply and settlement on the population structure of barnacles. *Ecology* 72, 1867-1879.
- Minchinton TE, Scheibling RE, 1993a. Free space availability and larval substratum selection as determinants of barnacle population structure in a developing rocky intertidal community. *Marine Ecology Progress Series* 95, 233-244.
- Minchinton TE, Scheibling RE, 1993b. Variation in sampling procedure and frequency affect estimates of recruitment of barnacles. *Marine Ecology Progress Series* 99, 83-88.
- Miron G, Boudreau B, Bourget E, 1995. Use of larval supply in benthic ecology: testing correlations between larval supply and larval settlement. *Marine Ecology Progress Series* 124, 301-305.
- Navarrete SA, Wieters EA, 2000. Variation in barnacle recruitment over small scales: larval predation by adults and maintenance of community pattern. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 253, 131-148.
- O'Conner NJ, Richardson DL, 1998. Attachment of barnacle (*Balanus amphitrite* Darwin) larvae: responses to bacterial films and extracellular materials. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 226, 115-129.

- O'Riordan RM, Myers AA, Cross TF, 1995. The reproductive cycles of *Chthamalus stellatus* (Poli) and *C. montagui* Southward in south-western Ireland. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 190, 17-38.
- Paine RT, 1974. Intertidal community structure: Experimental studies on the relationship between a dominant competitor and its principal predator. *Oecologia* 15, 93-120.
- Paula J, Dray T, Queiroga H, 2001. Interaction of offshore and inshore processes controlling settlement of brachyuran megalopae in Saco mangrove creek, Inhaca Island (South Mozambique). *Marine Ecology Progress Series* 215, 251-260.
- Pechenik JA, 1999. On the advantages and disadvantages of larval stages in benthic marine invertebrate life cycles. *Marine Ecology Progress Series* 177, 269-297.
- Petratits PS, 1983. Grazing patterns of the periwinkle and their effect on sessile intertidal organisms. *Ecology* 64, 522-533.
- Pfister CA, 1997. Demographic consequences of within-year variation in recruitment. *Marine Ecology Progress Series* 153, 229-238.
- Pineda J, 1991. Predictable upwelling and shoreward transport of planktonic larvae by internal tidal bores. *Science* 253, 548-551.
- Pineda J, 1994b. Internal tidal bores in the nearshore: warm-water fronts, seaward gravity currents and the onshore transport of neustonic larvae. *Journal of Marine Research* 52, 427-458.
- Pineda J, 1994a. Spatial and temporal patterns in barnacle settlement rate along a southern California rocky shore. *Marine Ecology Progress Series* 107, 125-138.
- Pineda J, 2000. Linking larval settlement to larval transport: assumptions, potentials, and pitfalls. *Oceanography of the Eastern Pacific* 1, 84-105.
- Pineda J, Caswell H, 1997. Dependence of settlement rate on suitable substrate area. *Marine Biology* 129, 541-548.
- Possingham HP, Roughgarden J, 1990. Spatial population dynamics of a marine organism with a complex life cycle. *Ecology* 71, 973-985.

- Possingham HP, Tuljapurkar S, Roughgarden J, Wilks M, 1994. Population cycling in space-limited organisms subject to density-dependent predation. *American Naturalist* 143, 563-582.
- Power AM, Delany J, Myers AA, O'Riordan RM, McGrath D, 1999. Prolonged settlement and prediction of recruitment in two sympatric intertidal *Chthamalus* species from south-west Ireland. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 79, 941-943.
- Raffaelli, D., Hawkins, S., 1996. *Intertidal ecology*. 1^a ed. Chapman & Hall
- Raimondi PT, 1988. Settlement cues and determination of the vertical limit of an intertidal barnacle. *Ecology* 69, 400-407.
- Raimondi PT, 1990. Patterns, mechanisms, consequences of variability in settlement and recruitment of an intertidal barnacle. *Ecological Monographs* 60, 283-309.
- Raimondi PT, 1991. Settlement behaviour of *Chthamalus anisopoma* larvae largely determines the adult distribution. *Oecologia* 85, 349-360.
- Range P, Paula J, 2001. Distribution, abundance and recruitment of *Chthamalus* (Crustacea: Cirripedia) populations along the central coast of Portugal. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 81, 461-468.
- Ross PM, 2001. Larval supply, settlement and survival of barnacles in a temperate mangrove forest. *Marine Ecology Progress Series* 215, 237-249.
- Roughgarden J, Gaines S, Possingham H, 1988. Recruitment Dynamics in Complex Life Cycles. *Science* 241, 1460-1466.
- Roughgarden J, Iwasa Y, Baxter C, 1985. Demographic theory for an open marine population with space-limited recruitment. *Ecology* 66, 54-67.
- Roughgarden J, Pennington JT, Stoner D, Alexander S, Miller K, 1991. Collisions of upwelling fronts with the intertidal zone: the cause of recruitment pulses in barnacle populations of central California. *Acta Oecologica* 12, 35-51.
- Ruppert EE, Barnes RD, 1994. *Invertebrate Zoology*. 6^a ed. Saunders College Publishing

- Santos AMP, Borges MF, Groom S, 2001. Sardine and horse mackerel recruitment and upwelling off Portugal. *Journal of Marine Science* 58, 589-596.
- Satumanatpan S, Keough MJ, 1999. Effect of barnacles on the survival and growth of temperate mangrove seedlings. *Marine Ecology Progress Series* 181, 189-199.
- Satumanatpan S, Keough MJ, 2001. Roles of larval supply and behaviour in determining settlement of barnacles in a temperate mangrove forest. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 260, 133-153
- Schiel, DR, 2004. The structure and replenishment of rocky shore communities and biogeographic comparisons. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 300, 309-342.
- Shanks AL, 1983. Surface slicks associated with tidally forced internal waves may transport pelagic larvae of benthic invertebrates and fishes shoreward. *Marine Ecology Progress Series* 13, 311-315.
- Shanks AL, 1995. Mechanisms of cross-shelf dispersal of larval invertebrates and fish. In McEdward LR (ed). *Ecology of marine invertebrate larvae*. CRC Press, Inc, Boca Raton, FL, pp. 324-367.
- Shanks AL, 1986. Tidal periodicity in the daily settlement of intertidal barnacle larvae and an hypothesized mechanism for the cross-shelf transport of cyprids. *Biological Bulletin* 170, 429-440.
- Shanks AL, 1988. Further support for the hypothesis that internal waves can cause shoreward transport of larval invertebrates and fish. *Fishery Bulletin* 86, 703-714.
- Shanks AL, 1998. Abundance of post-larval *Callinectes sapidus*, *Penaeus* spp., *Uca* spp., and *Libinia* spp. collected at an outer coastal site and their cross-shelf transport. *Marine Ecology Progress Series* 168, 57-69.
- Shanks AL, Largier J, Brubaker J, 2003. Observations on the distribution of meroplankton during an upwelling event. *Journal of Plankton Research* 25, 645-667.

- Shanks AL, Largier JL, Brink L, Brubaker J, Hoof R, 2002. Observations on the distribution of meroplankton during a downwelling event and associated intrusion of the Chesapeake Bay estuarine plume. *Journal of Plankton Research* 24, 391-416.
- Shanks AL, Wright WG, 1987. Internal-wave-mediated shoreward transport of cyprids, megalopae, and gammarids and correlated longshore differences in the settling rate of intertidal barnacles. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 114, 1-13.
- Shkedy Y, Roughgarden J, 1997. Barnacle recruitment and population dynamics predicted from coastal upwelling. *Oikos* 80, 487-498.
- Southward AJ, 1976. On the taxonomic status and distribution of *Chthamalus stellatus* (Cirripedia) in the North-East Atlantic region: with a key to the common intertidal barnacles of Britain. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 56, 1007-1028.
- Southward, AJ, 1987. Crustacean Issues, Barnacle Biology, vol. 5. AA Balkema, Rotterdam.
- WetHEY DS, 1984. Spatial pattern in barnacle settlement: day to day changes during settlement season. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 64, 687-698.
- WetHEY DS, 2002. Biogeography, Competition, and Microclimate: The Barnacle *Chthamalus fragilis* in New England. *Integ. and Comp. Biol.* 42, 872-880.
- Wing SR, Botsford LW, Largier JL, Morgan LE, 1995a. Spatial structure of relaxation events and crab settlement in the northern California upwelling system. *Marine Ecology Progress Series* 128, 199-211.
- Wing SR, Largier JL, Botsford LW, Quinn JF, 1995b. Settlement and transport of benthic invertebrates in an intermittent upwelling region. *Limnol. Oceanogr.* 40, 316-329.
- Wright JR, Boxshall AJ, 1999. The influence of small-scale flow and chemical cues on the settlement of two congeneric barnacle species. *Marine Ecology Progress Series* 183, 179-187.

CAPÍTULO 2

**Vertical distribution of settlement and early post-settlement
mortality and growth rates of *Chthamalus montagui* on the
NW Portuguese coast**

Abstract

The abundance and distribution of cyprid larvae and juveniles of the barnacle *Chthamalus montagui* were monitored in 5 levels from the intertidal zone of 2 shores on the northwest coast of Portugal, during the summer of 2003. The study was carried out using artificial settlement plates which were sampled at daily, weekly, fortnightly and monthly intervals. With this sampling design it was possible to obtain information on the vertical range of settling larvae from the plates sampled daily, but also to know how post-settlement mortality vary with vertical position on the shore by estimating mortality rates after 7, 15 and 28-days periods. Opercular diameters of individuals was also measured and allowed the calculation of juvenile growth rates. Vertical distribution of settlement did not reflect distribution of adults. High settlement rates were measured lower in the shore, a zone clearly dominated by mussels, where few *C. montagui* survive to adult stage. Mid-shore was dominated by *C. montagui*, although recruitment was lower. Patterns of mortality, in the absence of interactions with other sessile organisms, were significantly different between shore levels, with mortality rate increasing from low to high intertidal. A significant effect of age on size of juveniles was also detected. In addition, although differences in juvenile growth rates among shore levels were not significant in the strict statistical sense, growth rates in the low intertidal mussel zone were twice as high as those measured on the mid-shore. The data obtained are consistent with the notion that extreme physical conditions determine the upper limits of vertical distribution of juveniles and adults and influence population densities by increasing mortality on the upper shore. Overgrowth of barnacles by mussels appears to be a major source of post-

settlement mortality in the low intertidal zone. Post-settlement processes including competition and physical stress, rather than larval settlement, are therefore suggested to be more significant factors in determining the characteristic vertical patterns of *C. montagui* abundance in these shores.

2.1. Introduction

One remarkable characteristic of rocky shores colonization is the zonation patterns of organisms that can be found on a world-wide scale (Raffaelli and Hawkins, 1996). It is now known that the distribution pattern of organisms is in some manner related with the vertical gradient of physical conditions (Connell, 1961a,b; Foster, 1971; Raffaelli and Hawkins, 1996) and with biotic factors such as dislodgement, competition and predation (Connell, 1961a,b; Paine, 1974; Menge, 1976; Denley and Underwood, 1979; Bertness, 1989), but biogeography may be also important for the variability observed in zonation patterns (Santos, 2000).

Many benthic invertebrates produce planktonic larvae. Recently, attention has been focused on recruitment of these species and on its influence in the maintenance of local marine populations (Bertness et al., 1992; Shanks et al., 2003). Larval settlement rate of benthic organisms depends on a variety of processes which can exhibit high temporal and spatial variability (Jenkins et al., 2000) and are responsible for the ability of larvae to settle. These are physical transport processes (e. g. Bennell, 1981; Grosberg, 1982; Shanks, 1986; Roughgarden et al., 1988; Gaines and Bertness, 1992; Pineda, 1991; Alexander and Roughgarden, 1996; Bertness et al., 1996; Shanks et al., 2003) that actually act on the larval pool, and also local settlement processes such as hydrodynamics (Gaines et al., 1985; Minchinton and Scheibling, 1991), behaviour of the larvae (Keough and Downes, 1982; Wetthey, 1984; Raimondi, 1988, 1991; Pineda, 1994; Satumanatpan and Keough, 2001) and substrate availability (Gaines and Roughgarden, 1985; Minchinton and Scheibling, 1993; Bertness et al., 1992; Pineda, 1994; Pineda and Caswell, 1997). One of the focus of this research is

distinguishing how settlement and post-settlement processes influence population abundance (for review see Connell, 1985) and the factors setting the limits of distribution of intertidal species. When early post-settlement events considerably alter the abundance of recruits, they possibly will regulate population size and adult distribution (Hunt and Scheibling, 1997). In the absence of strong post-settlement mortality, some studies emphasize the importance of variable supply in establishing adult communities (Connell, 1985; Raimondi, 1990; Minchinton and Scheibling, 1991; Carroll, 1996).

Barnacles are particularly good organisms for this kind of studies given their complex life cycle (Roughgarden et al., 1988), abundance in intertidal zones and the vast knowledge of the group already available (Southward, 1987). The most common acorn barnacles on the southern Atlantic coast of Europe *Chthamalus montagui* Southward and *Chthamalus stellatus* (Poli) (Little and Kitching, 1996) are very similar morphologically and only in 1976 Southward separated them as distinct species. Sometimes is quite impossible to distinguish adult specimens by external characters and the use of biochemical techniques has been useful to set up the distribution patterns of *Chthamalus* along the north-east Atlantic and Mediterranean (Dando, 1987). These two species range from the North of Scotland and Ireland to Mauritania and the Mediterranean Sea, but *C. stellatus* may extend farther south along the West African coast down to Cape Verde (Crisp et al., 1981). Where both species overlap in their vertical distribution, *C. montagui* is dominant at higher shore levels and *C. stellatus* is usually more abundant lower in the shore (Southward, 1976; Crisp et al., 1981). *C. montagui* is the most abundant barnacle in the intertidal zone of continental Portuguese shores, where *C. stellatus* is very rare or absent; when present, the latter species is usually restricted to the lower barnacle zone of very exposed shores (Cruz, 1999; Range and Paula, 2001).

The main objectives of the present work were to describe vertical patterns of settlement, as well as early growth and mortality rates of *Chthamalus montagui* on the northwest coast of Portugal. Specifically, we addressed the following questions. Is vertical distribution of settlement correlated with adult distributions? Does mortality rates change with age and shore level? Does growth rates differ

between shore levels? This information is absent for the Portuguese coast, where the existing studies report only on the distribution and abundance of adult *Chthamalus* (Range and Paula, 2001) and on temporal patterns of settlement (Cruz, 1999). Over a European scale, available information regarding *C. montagui* and *C. stellatus* recruitment and mortality exists for the British Islands (Kendall and Bedford, 1987; Delany et al., 2003) and for the northwest and eastern Mediterranean (Shkedy et al., 1995; Benedetti-Cecchi et al., 2000).

2.2. Materials and Methods

Field work was conducted on 2 shores (Vagueira and Costa Nova) within 3,5 km of each other in the *Ria de Aveiro* region (Fig. 2.1.), on the northwest coast of Portugal, from July 3 to 30, 2003.

The region is characterised by an extensive system of highly modified sand dunes and a 110 km long sandy shore. There are no naturally occurring rocky outcrops, but several rocky groins have been built during the last 20 years in an attempt to protect against coastal erosion. These structures show an abundant cover of *Chthamalus* and the typical zonation patterns of natural rocky shores.

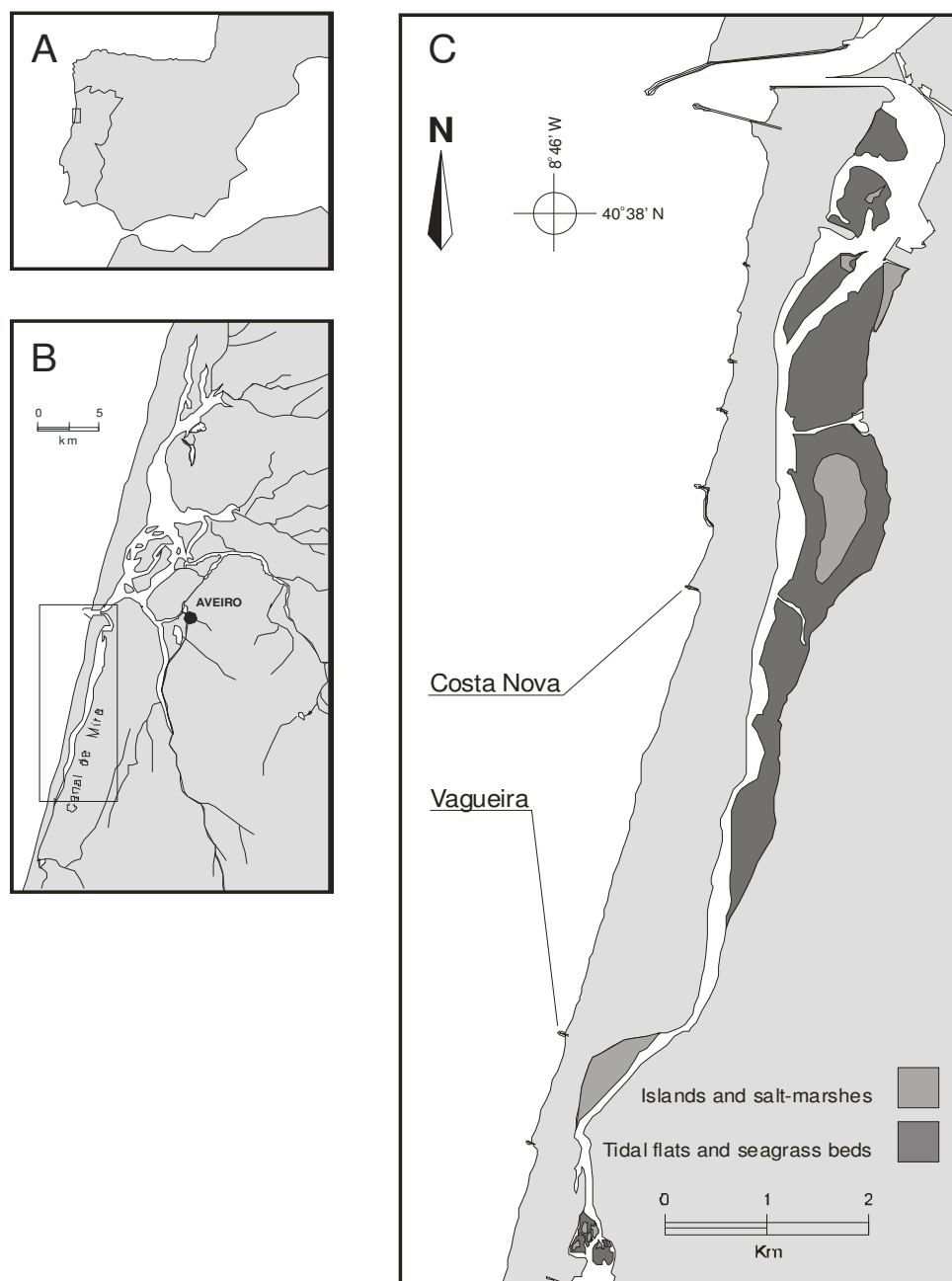


Fig. 2.1. Iberian Peninsula (A), Ria de Aveiro (B) and location of sampling sites on the northwest coast of Portugal (C).

Given that the present study involved daily sampling for a period of one month we decided, for logistic reasons, to conduct the study on these artificial rocky shores. A preliminary study was made to check for the presence of the two *Chthamalus* species by sampling several transects covering the barnacle zone at both sites. This study revealed the total absence of *Chthamalus stellatus* and the clearly dominance of *Chthamalus montagui*. Range and Paula (2001) citing Burrows (1988) suggest that, on a local scale, newly settled recruits *C. montagui* and *C. stellatus* is correlated with the proportion of the species in the adult population. Thus, we considered that the larvae settled in these shores are mainly or only *C. montagui*.

The study of the vertical distribution of settlement was made at both shores, where 2 permanent vertical transects were selected along the south side of the groins, separated by approximately 10 m: Transect 1 (T1) landward and Transect 2 (T2) seaward. Artificial settlement plates were used and were placed at 5 different shore levels that corresponded to familiar zonation patterns of organisms. The uppermost of these levels, the 1st, was positioned in an area cleared of fauna and flora, above the natural distribution of *Littorina neritoides*; the 2nd level in the *L. neritoides* belt; the 3rd level in the zone of sparse *Chthamalus montagui* cover; the 4th level in the belt of dense cover of *C. montagui*; and the 5th in the belt of overlapping between *C. montagui* and *Mytilus galloprovincialis*, being clearly dominated by the latter. Macroalgae were absent from almost all levels except in the lower, where *Enteromorpha compressa* and *Ulva* spp. occurred in some transects.

Settlement plates used in this study were made of an 8 x 5.5 x 0.5 cm PVC plate over which a 5 x 5 cm square of grey 3M Safety-WalkTM Resilient Medium Grade tape was glued. The plates were attached to the rock surface by an inox screw. The day before the deployment of the plates these were painted with a mixture of 20 g of crushed fresh *Chthamalus* and 50 ml of seawater. This barnacle extract is a powerful settlement cue (Raimondi, 1988). Four settlement plates were attached along a horizontal row in each level, taking care to clear encrusting organisms around plates so that the possible influence of other organisms on settlement of cypris was minimised and the plates could lay firm against the rock.

The plates were collected at 4 frequencies: daily (D), weekly (W), fortnightly (F) and monthly (M), during diurnal low tide, and substituted by new plates. The order of sampling frequency within the horizontal rows of plates was randomised across transects and levels. Care was also taken to avoid crevices and overshadowing and to select flat surfaces facing wave action.

At the laboratory, settled cypris, post-metamorphic juveniles and juveniles were counted on each plate under a dissecting microscope. We considered all cypris and post-metamorphic juveniles counted on the daily plates as settlers (Connell, 1985). With this sampling design it was possible not only to get information on the vertical distribution of settling larvae in these shores, but also to investigate how post-settlement mortality and growth rates varied with vertical position on the shore, by estimating mortality and growth rates after weekly, fortnightly and monthly periods. In order to do this, the series of daily plates were used to measure total settlement at each combination of shore, transect and level. Differences in total settlement and counts in the weekly, fortnightly and monthly plates were interpreted as mortality during those periods. Individuals on the weekly, fortnightly and monthly plates settled along the respective periods of incubation. Average age of the individuals (see below) counted during those periods was estimated from the daily settlement plates by weighting time of settlement by the number of settling individuals.

Mortality rate (q_t) was calculated using the equation:

$$q_t = 1 - (N_t / N_0)^{1/t}$$

where N_t is number of individuals at the end of each incubation time (W, F and M), N_0 is number of individuals at time 0 and t is the average age of individuals. N_0 was calculated as the sum of the settlers on the daily plates during 7, 15 or 28-day period prior to the date when the weekly, fortnightly or monthly plates were removed. This is equivalent to the total number of recruits during 7, 15 or 28-day period. t was calculated as:

$$t = \sum (N_i \times d_i) / N_0$$

where N_i is the settlement on the daily plates and d_i is the day of settlement decreasing from 7, 15 or 28 days to 1 day, according to the incubation period of the weekly, fortnightly and monthly plates, respectively.

Size of juveniles was determined by measuring the opercular diameters under a dissecting microscope equipped with an ocular micrometer, only in individuals that settled horizontally and not on the slanted surfaces of the wrinkles of the tape, which did not allow an accurate measurement. In order to calculate growth rates, the average size of individuals on each weekly, fortnightly and monthly plate was regressed on the average age.

A description of the vertical distribution and abundance of other fauna and flora was carried out at the beginning, middle and end of the study, by recording measurements in three replicated quadrats, which were randomly placed within each of the levels of the four transects. A 5 x 5 cm quadrat was used for barnacle density estimate, but countings were made only in five 1 x 1 cm squares inside the quadrat when the barnacle density was high. For the other organisms percentage cover was quantified using a 50 x 50 cm quadrat with a 49-intersections grid.

The effects of shore (Costa Nova and Vagueira), level (Levels 1 to 5) and transect (T1 and T2) on adult density and on daily settlement were analysed with 3-way orthogonal ANOVAs (Quinn and Keough, 2002). Several transformations were applied to the data in order to homogenise variances but these were unsuccessful. Considering that we used a balanced experimental design we decided to proceed with the analyses based on log-transformed data, Cochran's tests indicating that variances were heterogeneous ($p < 0.05$ and $p < 0.001$ for the adult density and daily settlement data, respectively). Given the small number of data points available to investigate post-settlement mortality, data from the two transects of both shores were pooled. Since settlement on Levels 1 and 2 was very small, these were not included in the analysis. Also excluded from the analysis were a few data that gave negative mortality values (numbers on the weekly, fortnightly and monthly plates being larger than the accumulated settlement on the daily plates), which were recorded during periods of very low settlement. Accordingly, the effects of shore level (Levels 3 to 5) and incubation time (Week, Fortnightly and Month) were analysed with a 2-way orthogonal

ANOVA. An arcsine transformation applied on the percent mortality values was not able to homogenise variances. Since an unbalanced design was used in this case the ANOVA was applied on rank-transformed data, following the suggestion of Quinn and Keough (2002). The variances of rank-transformed mortality values were homogeneous according to a Cochran's test ($p > 0.05$). The effects of shore level (Levels 3 to 5) and age on juvenile size were analysed with ANCOVA, which was performed on the values of average size and average age estimated for the individuals that were recorded on the weekly, fortnightly and monthly plates. Again, given the small number of data points and the low number of individuals on the shore Levels 1, 2 and 3, the data for the two transects of both shores were pooled and Levels 1, 2 and 3 were excluded. Visual analysis of the relationship between residuals and predicted values indicated that there was no reason to believe the variances were not homogeneous. Non-significance was set at $\alpha > 0.05$. All statistical tests were performed using STATISTICA 6.0 StatSoft, Inc.

2.3. Results

2.3.1. Distribution of adult *Chthamalus montagui* and other flora and fauna

A significant effect of the interaction between shore, transect and level was not found. There were, however, significant effects of the interaction between shore and level and of the interaction between transect and level (Table 2.1.). Adult *Chthamalus montagui* were found on Levels 3, 4 and 5, were practically absent from Level 2 and totally absent from Level 1 (Fig. 2.2.). It is also clear from Fig. 2.2. that Level 4 corresponded to maximum adult density (ranging from 201.7 ind 25 cm⁻² in Costa Nova on Transect 2 to 225.6 ind 25 cm⁻² in Vagueira on Transect 2), followed by Levels 3 and 5 in Vagueira and by Levels 5 and 3 in Costa Nova. Small but significant differences in adult density between Transects 1 and 2 were detected for Levels 3, 4 and 5.

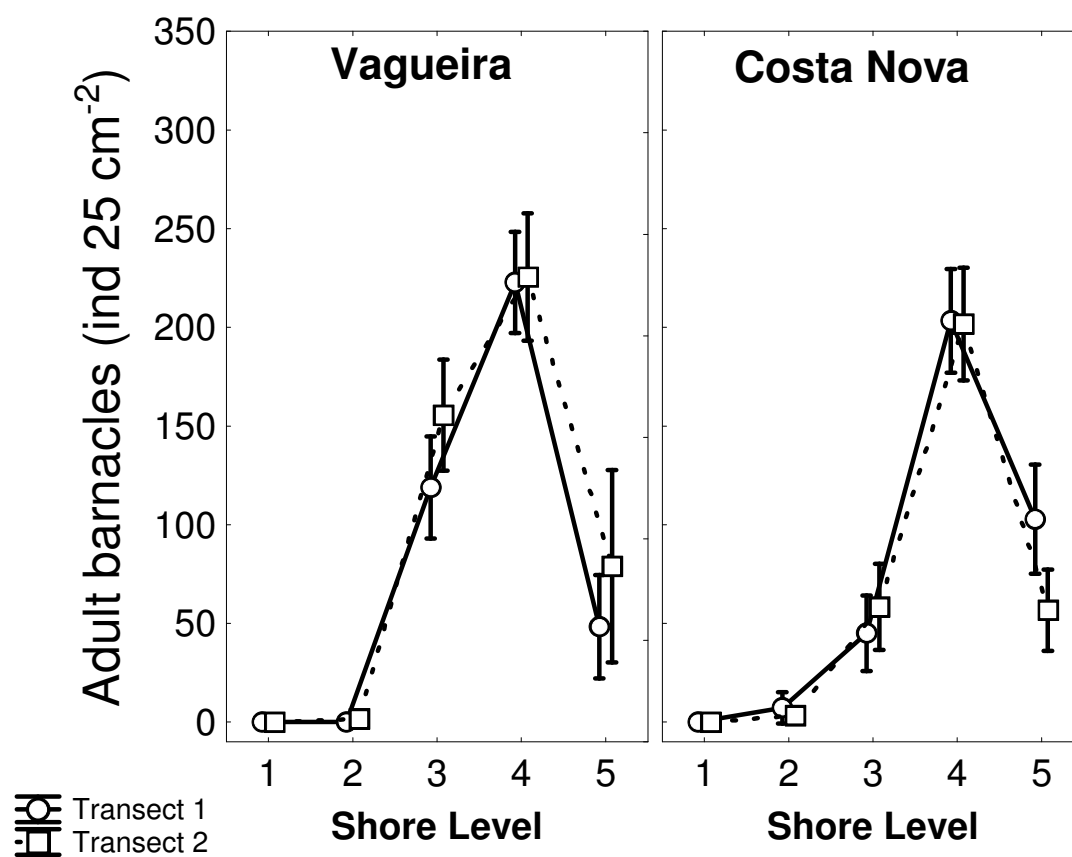


Fig. 2.2. *Chthamalus montagui*. Mean adult density according to shore, transect and level. Whiskers represent 95% confidence interval.

Table 2.1. ANOVA of the effects of shore (Vagueira and Costa Nova), transect (T1 and T2) and level (Levels 1 to 5) on adult density of *Chthamalus montagui*. Data were log-transformed before the analysis.

Effect	df	MS	F	p
Shore (S)	1	0.691	1.622	> 0.050
Transect (T)	1	0.009	0.021	> 0.050
Level (L)	4	157.862	370.907	<< 0.001
S x T	1	0.607	1.426	> 0.050
S x L	4	11.281	26.506	<< 0.001
T x L	4	1.163	2.733	< 0.050
S x T x L	4	0.447	1.050	> 0.050
Error	880	0.426		

Regarding percentage cover according to shore level, Level 3 and 4 were dominated by *C. montagui* and other species were only vestigial. Level 5 was clearly dominated by *Mytilus galloprovincialis* (50.2%), *C. montagui* (26.3%) and algae (32%), but other organisms such as *Patella* spp. (3.8%) and *Sabellaria alveolata* (15.3%) also occurred. Levels 1 and 2 were devoid of any flora and fauna (except for the occurrence of *Littorina neritoides* and the few scattered *C. montagui*) and are not shown here (Fig. 2.3.).

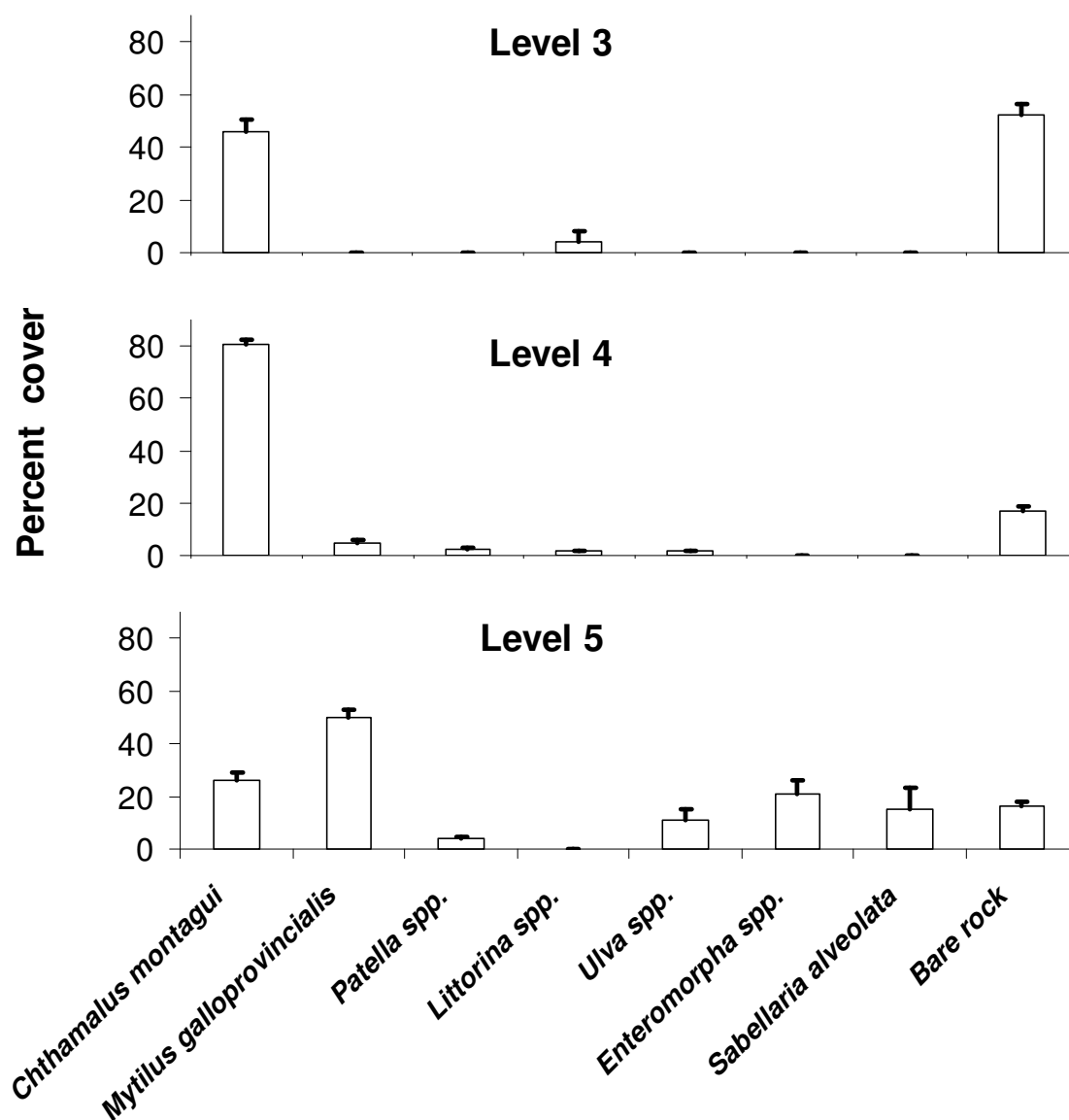


Fig. 2.3. Mean percentage cover of each species at both shores in Levels 3, 4 and 5. Error bars represent +1 standard error.

2.3.2. Vertical distribution of settlement and juveniles

Significant effects of the 2nd and 3rd order interactions among shore, transect and level on daily settlement were not found. Significant differences were detected in settlement densities between shores (Table 2.2.), with higher rates at Vagueira. During the survey, cyprid settled only within the zone of adult occurrence, but settlement was variable in relation to vertical level (Fig. 2.4.). Results of analysis of variance validate these results and showed significantly differences among levels (Table 2.2.).

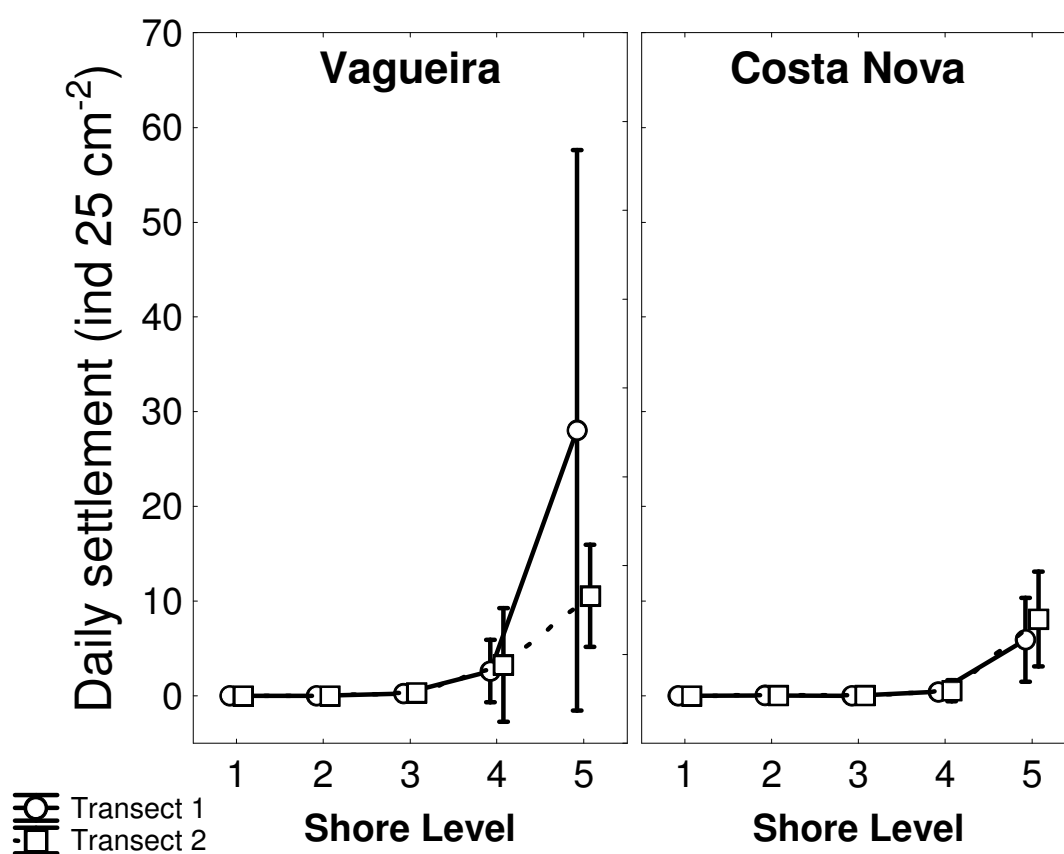


Fig. 2.4. *Chthamalus montagui*. Mean daily settlement according to shore, transect and level. Whiskers represent 95% confidence interval.

Table 2.2. ANOVA of the effects of shore (Vagueira and Costa Nova), transect (T1 and T2) and level (Levels 1 to 5) on daily settlement density of *Chthamalus montagui*. Data were log-transformed before the analysis.

Effect	df	MS	F	p
Shore (S)	1	0.397	4.943	< 0.05
Transect (T)	1	0.034	0.429	> 0.05
Level (L)	4	9.191	114.492	<< 0.001
S x T	1	0.006	0.077	> 0.05
S x L	4	0.097	1.202	> 0.05
T x L	4	0.098	1.227	> 0.05
S x T x L	4	0.018	0.219	> 0.05
Error	515	0.080		

Daily settlement on Levels 3 (0.3 ind 25 cm⁻² in Vagueira and 0.02 ind 25 cm⁻² in Costa Nova) and 4 (2.94 ind 25 cm⁻² in Vagueira and 0.48 ind 25 cm⁻² in Costa Nova) was very low, and was much more intense at Level 5, with a daily average of 28.0 ind 25 cm⁻² at Vagueira on Transect 1 and 8.12 ind 25 cm⁻² at Costa Nova on Transect 2. Density of juveniles on the plates followed the same pattern as daily settlement and after 28 days of incubation an average of 1.0, 7.75 and 220.5 ind 25 cm⁻² at both shores and transects were found at Levels 3, 4 and 5, respectively (data not shown).

2.3.3. Post-settlement mortality

Mortality rates (q_t) were estimated from settlers and juveniles on artificial settlement plates that were specific for *Chthamalus*. During the study, no other organisms were found attached to the plates. Therefore, mortality rates reported in

the present study are those expressed in the absence of biotic interactions with other sessile organisms, and ranged from 0.045 ind d⁻¹ (Level 5, Monthly) to 0.691 ind d⁻¹ (Level 3, Fortnightly) (Fig. 2.5.). A significant effect of the interaction between level and incubation time was not detected (Table 2.3.). Analysis of variance revealed significant differences in mortality rate among levels, which was higher at Level 3 (ranging from 0.508 ind d⁻¹ to 0.691 ind d⁻¹), followed by Levels 4 (ranging from 0.139 ind d⁻¹ to 0.474 ind d⁻¹) and 5 (ranging from 0.045 ind d⁻¹ to 0.113 ind d⁻¹), but not among incubation times (Table 2.3.).

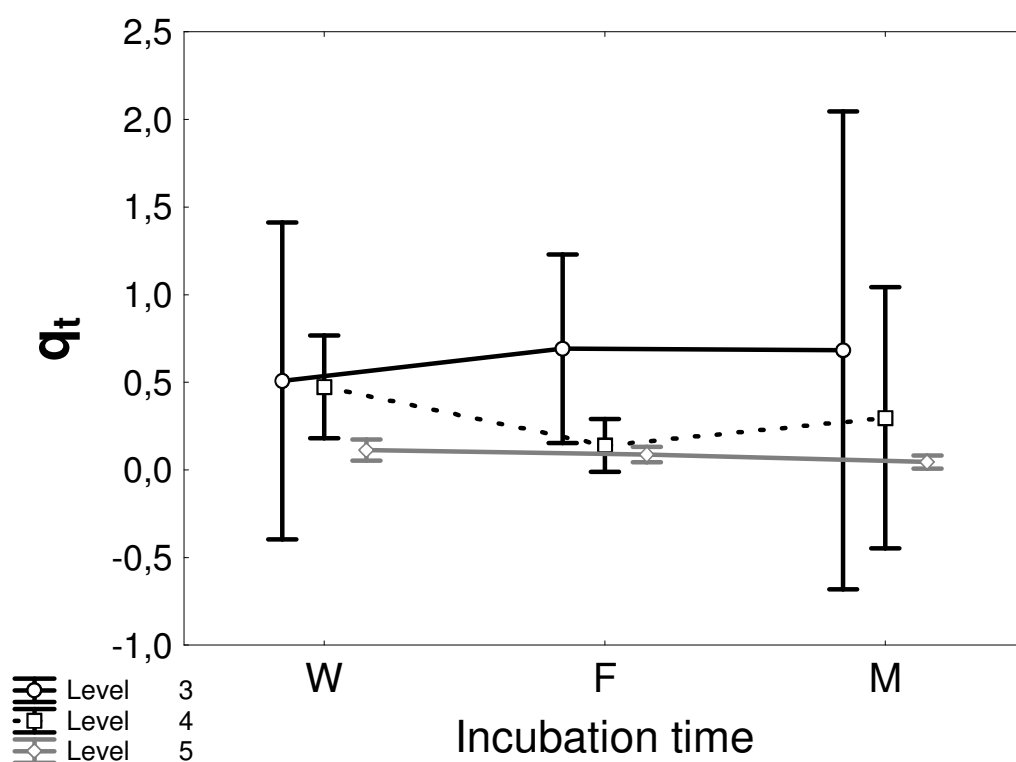


Fig. 2.5. *Chthamalus montagui*. Mean mortality rate (q_t) of recruits according to incubation time and shore level. Whiskers represent 95% confidence interval.

Table 2.3. ANOVA of the effects of level (Levels 3 to 5) and incubation time (Weekly, Fortnightly and Monthly) on mortality rate (q_i) of juvenile *Chthamalus montagui*. Data were rank-transformed before the analysis.

Effect	df	MS	F	p
Level (L)	2	885.680	4.8233	< 0.05
Incubation time (IT)	2	71.290	0.3882	> 0.05
L x IT	4	168.000	0.9149	> 0.05
Error	41	183.620		

2.3.4. Growth rate of juveniles

Significant linear regressions of age on juvenile size were obtained for Levels 4 and 5 (Fig. 2.6.), also expressed in the covariance analysis as a highly significant effect of age on juvenile size (Table 2.4.). The latter analysis also showed a non-significant effect of the interaction between shore level and age (Table 2.4.) indicating homogeneity of slopes across shore levels, albeit a probability value that was close to statistical significance ($p = 0.084702$) and a growth rate at Level 5 (0.0030 mm d^{-1}) that was twice as large as that recorded at Level 4 (0.0015 mm d^{-1}). Juvenile size ranged from 0.252 to 0.350 mm at age 0 d in both levels to 0.414 to 0.434 mm recorded at ages of 25.5 and 21 d in Level 5.

Table 2.4. ANCOVA of the effects of level (Levels 4 and 5) and age on size of juvenile *Chthamalus montagui*.

Effect	df	MS	F	p
Level (L)	1	0.001	1.915	> 0.05
Age (A)	1	0.014	29.669	<< 0.001
L x A	1	0.001	3.079	> 0.05
Error	57	0.000		

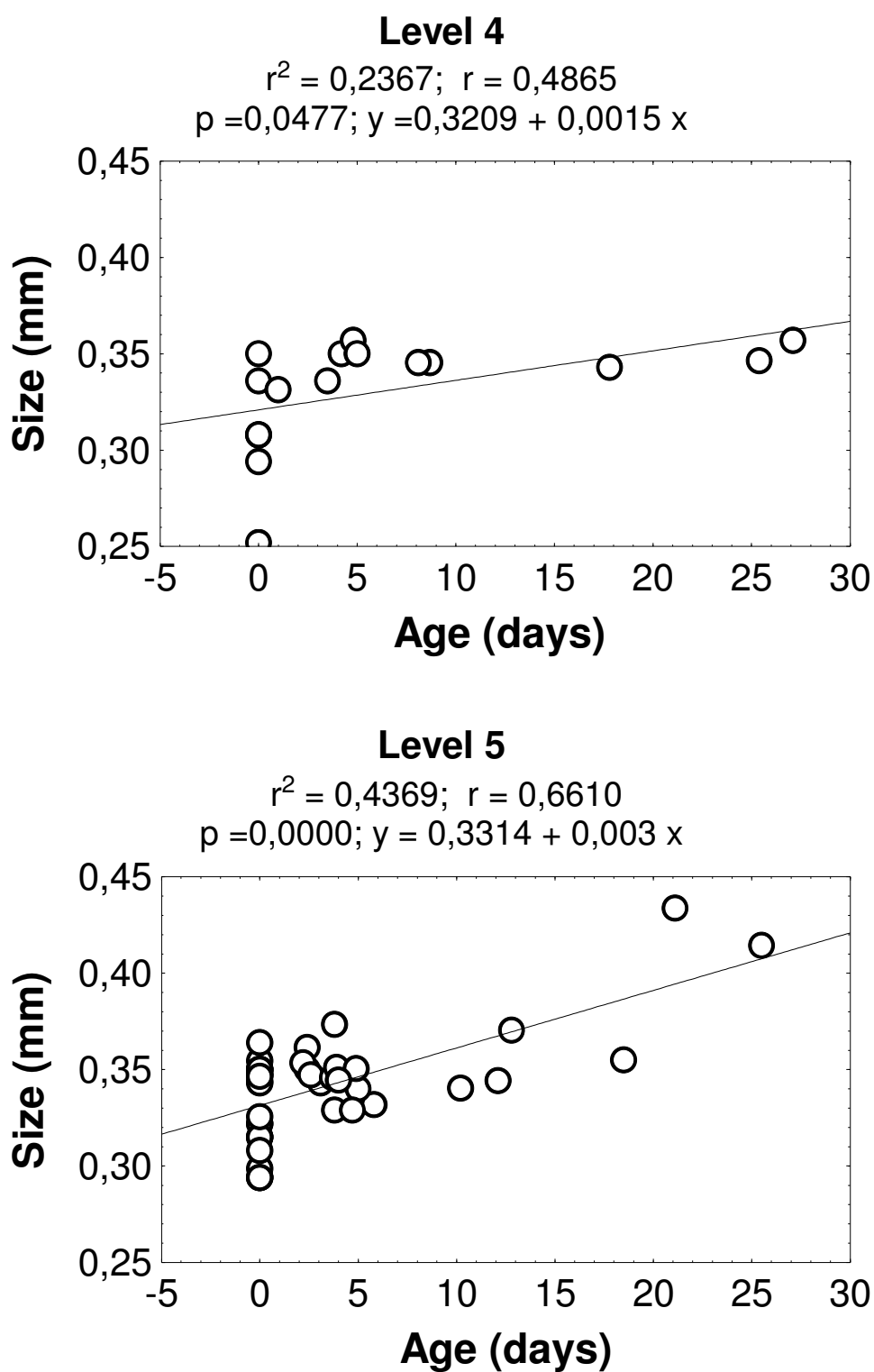


Fig. 2.6. *Chthamalus montagui*. Relationship between size and age of juveniles according to shore level. Each point represents mean size and mean age of juveniles recorded in each 5 x 5 cm settlement substrate.

2.4. Discussion

Some studies have identified processes that affect settlement rate, such as larval supply and larval behaviour, as determinants in establishing distribution patterns of adults (Keough and Downes, 1982; Grosberg, 1982; Minchinton and Scheibling, 1991; Raimondi, 1991; Gaines and Bertness, 1992; Bertness et al., 1992; Pineda, 1994; Carroll, 1996; Miron et al., 1999; Olivier et al., 2000; Jeffery, 2003), even though post-settlement mortality (for review see Hunt and Scheibling, 1997) may occur (Keough and Downes, 1982; Grosberg, 1982; Jenkins et al., 2000; Menge, 2000; Pineda et al., 2002; Jeffery, 2003). Post-settlement mortality is highlighted as a determinant factor in determining the characteristic patterns of adult barnacles when settlement rates are insufficient to explain them (Benedetti-Cecchi et al., 2000; Menge, 2000; Delany et al., 2003).

In the present study, much of *Chthamalus* settlement occurred at Level 5, the lower limit of the species vertical distribution, and decreased with increasing height on the shore. Cruz (1999) and Range and Paula (2001), working in the southwest and central coasts of Portugal, respectively, also reported variable settlement patterns of *Chthamalus* spp. in relation to vertical level. A consistent pattern that emerges from those previous works and from the observations reported in the present study is the very low settlement rate on the upper level of *C. montagui* vertical distribution, which corresponds to Level 3 of this study. In a similar manner, Kendall and Bedford (1987) noticed higher densities of *C. montagui* settlers in the low intertidal zone (overlap between *C. montagui* and *Semibalanus balanoides*) and least in the upper levels. This pattern may be evidence of active avoidance of high shore levels by the planktonic cyprids and preference for the lower levels where they have higher chances of surviving to maturity by facing less physical stress (Minchinton and Scheibling, 1991). Longer submersion periods lower on the shore are also stated as a cause of higher recruitment at these levels (Minchinton and Scheibling, 1991; Cruz 1999). In contrast with these findings Delany et al. (2003) found greater abundances of *C. montagui* cyprids in the upper shore zone at County Cork, Ireland. High-tidal chthamalids are known to have particularly great tolerances to desiccation (Foster, 1987; Power et al., 2001;

Delany et al., 2003) and *C. montagui* in particular is described as intolerant to long periods of submersion (Power et al., 2001; Delany et al., 2003). The places in the Irish study site are situated in a higher latitude, with a different shore climate where the effect of desiccation during low tide is presumably less severe, and differ in other characteristics like tidal range and degree of wave exposure. Behaviour of barnacles is known to be affected by temperature, light and nutritional condition and these factors may have contributed to the observed differences in settlement. The results on vertical distribution of settlement also show that the vertical pattern of larval settlement did not reflect the adult barnacle distribution. The highest densities of adult *C. montagui* were found at Level 4, above the mussels belt, where daily settlement density was low, ranging from 0.42 ind 25 cm⁻² in Costa Nova on Transect 1 to 3.27 ind 25 cm⁻² in Vagueira on Transect 2. Few *C. montagui* survived to adult stage in Level 5 albeit higher settlement rates on the order of 6 to 28 ind 25 cm⁻². The adult pattern observed is clearly a response to post-settlement events that occur in these shores.

Post-settlement mortality was measured during the present study using artificial settlement substrates that appear to be specific for *Chthamalus* since no other organisms were found attached to the plates during the whole period. Therefore, the mortality rates measured reflect all natural mortality factors except those associated with competition for space with other sessile organisms. Mortality rates decreased from Level 3 to Level 5 and desiccation is probably the main cause of mortality (Connell, 1961a,b; Minchinton and Scheibling, 1991). However, density of adult barnacles was lower at Level 5, the zone of overlap between *Mytilus galloprovincialis* and *C. montagui*, than at Level 4, the belt dominated by *C. montagui*. These observations on settlement and mortality rates strongly suggest that in the natural environment the cause for lower abundance of barnacles in Level 5 is greater mortality caused by competition with the other sessile organisms of the community, namely with *M. galloprovincialis*, which form extensive beds dominating the rock surface (50.2 %). Mussels have been reported in several studies as a dominant competitor for space that can smother or undercut barnacles (Paine, 1974; Grant, 1977; Lively and Raimondi, 1987; Hoffman, 1989). Other studies report highest mortality rates of barnacles at low heights on the

shore due to larval predation by gastropods or echinoderms (for review see Hunt and Scheibling, 1997) or through disturbance by multicellular algae (Shkedy et al., 1995; Benedetti-Cecchi et al., 2000; Jeffery, 2003). Power et al. (2001) and Delany et al. (2003) suggest that post-settlement mortality of *C. montagui* increases as submersion times increase. Our observations do not support their findings. It is not easy to achieve an explanation for these differences, because of confounding effects already mentioned above for differences in settlement rates. Benthic marine invertebrates are very susceptible during the first days after settlement and are exposed to considerably mortality (Connell, 1961a; Gosselin and Qian, 1996). There were no significant differences, however, in mortality rates between Weekly, Fortnightly and Monthly periods, but intense levels of mortality occurred over all incubation periods, especially for Level 3 (0.508 weekly, 0.691 fortnightly and 0.683 monthly). It is possible that even higher rates of mortality might have occurred during the first hours immediately following settlement, but our sampling methodology was unable to detect this. As it stands, it appears that mortality is fairly constant during the first month after settlement.

In what concerns juvenile growth rates during the 28 days of experiment, significant differences between shore levels were not detected, although growth rates at Level 4 were only half of those recorded on Level 5. This is in accordance with other findings for barnacles (Connell, 1985; Bertness, 1989) and other rocky shore organisms as well, such as mussels (Little and Kitching, 1996), where the greater periods of submergence provide extended periods for feeding. Faster growth rates at lower shore levels have been interpreted in some cases (Bertness, 1989) as responsible for high mortality resulting from crowding. This does not seem to have happened in the present case, because mortality decreased in the lower shore and most of the space on the settlement plates was not occupied.

The experimental design used in this work allowed the estimation of mortality rates without using the usual methods of photographing, marking and mapping, which are more time-consuming and usually do not allow a description of the settlement process at daily intervals. Although results between studies that applied different methodologies are difficult to compare, our mortality values, from a minimum of 0.045 ind d⁻¹ to a maximum of 0.691 ind d⁻¹, are within those reported

for other barnacle species, which range from 0.020 ind d⁻¹ to 0.780 ind d⁻¹ over various sampling intervals (for review see Gosselin and Qian, 1997). Our methodology also has the advantage of reducing the probability of non-detection of individuals that occurs when countings of the smaller individuals are made directly on the rock surface in the field or from photographs of the rock surface, as well as providing an accurate visual check of attached dead individuals.

This study focused on the relative importance of settlement rate and post-settlement processes in determining the distribution patterns of adults *C. montagui*. Differential mortality among shore levels resulting from post-settlement processes like competition and physical stress are therefore suggested to be more significant factors than larval supply in determining the characteristic patterns of vertical distribution of *C. montagui* in these shores.

Acknowledgements

The authors are grateful to Susana Oliveira for assistance with field and laboratory work and to Mr. Rui Marques for his help with field work. This research was supported by the Universidade de Aveiro, through a master grant to Carla Domingues, and is part of the research project ProRecruit - Shelf processes controlling recruitment to littoral populations in an eastern oceanic boundary: using barnacles and crabs as models, funded by Fundação para a Ciência e Tecnologia (grant no. POCTI/1999/BSE/ 36663). Financial support was allocated by Fundação para a Ciência e Tecnologia under the Support Community Framework III, Operational Programme Science, Technology and Innovation.

References

- Alexander SE, Roughgarden J, 1996. Larval transport and population dynamics of intertidal barnacles: a coupled benthic/oceanic model. *Ecological Monographs* 66, 259-275.
- Benedetti-Cecchi L, Acunto S, Bulleri F, Cinelli F, 2000. Population ecology of the barnacle *Chthamalus stellatus* in the northwest Mediterranean. *Marine Ecology Progress Series* 198, 157-170.
- Bennell SJ, 1981. Some observations on the littoral barnacle populations of North Wales. *Marine Environmental Research* 5, 227-240.
- Bertness MD, 1989. Intraspecific competition and facilitation in a northern acorn barnacle population. *Ecology* 70, 257-268.
- Bertness MD, Gaines SD, Wahle RA, 1996. Wind-driven settlement patterns in the acorn barnacle *Semibalanus balanoides*. *Marine Ecology Progress Series* 137, 103-110.
- Bertness MD, Gaines SD, Stephens EG, Yund PO, 1992. Components of recruitment of the acorn barnacle *Semibalanus balanoides* (Linnaeus). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 156, 199-215.
- Carroll ML, 1996. Barnacle population dynamics and recruitment regulation in southcentral Alaska. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 199, 285-302.
- Connell JH, 1961a. Effects of competition, predation by *Thais lapillus*, and other factors on natural populations of the barnacle *Balanus balanoides*. *Ecological Monographs* 31, 61-104.
- Connell JH, 1961b. The influence of interspecific competition and other factors on the distribution of the barnacle *Chthamalus stellatus*. *Ecology* 42, 710-723.
- Connell JH, 1985. The consequences of variation in initial settlement vs. post-settlement mortality in rocky intertidal communities. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 93, 11-45.

- Crisp DJ, Southward AJ, Southward EC, 1981. On the distribution of the intertidal barnacles *Chthamalus stellatus*, *Chthamalus montagui* and *Euraphia depressa*. Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom 61, 359-380.
- Cruz T, 1999. Settlement patterns of *Chthamalus* spp. at Praia da Oliveirinha (SW Portugal). Acta Oecologica 20, 285-287.
- Dando, PR, 1987. Biochemical genetics of barnacles and their taxonomy. In AJ Southward (ed), Crustacean Issues, vol. 5, Barnacle Biology. Rotterdam: AA Balkema, pp. 73-87.
- Delany J, Myers AA, McGrath D, O'Riordan RM, Power AM, 2003. Role of post-settlement mortality and 'supply-side' ecology in setting patterns of intertidal distribution in the chthamalid barnacles *Chthamalus montagui* and *C. stellatus*. Marine Ecology Progress Series 249, 207-214.
- Denley, EJ, Underwood, AJ, 1979. Experiments on factors influencing settlement, survival, and growth of two species of barnacles in New South Wales. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 36, 269-293.
- Foster, BA, 1971. Desiccation as a factor in the intertidal zonation of barnacles. Marine Biology 8, 12-29.
- Foster BA, 1987. Barnacle ecology and adaptation. In AJ Southward (ed), Crustacean Issues, vol. 5, Barnacle Biology. Rotterdam: AA Balkema, pp. 113-133.
- Gaines SD, Bertness MD, 1992. Dispersal of juveniles and variable recruitment in sessile marine species. Nature 360, 579-580.
- Gaines S, Roughgarden J, 1985. Larval settlement rate: a leading determinant of structure in an ecological community of the marine intertidal zone. Proceedings of the National Academy of Sciences (USA) 82, 3707-3711.
- Gaines S, Brown, S Roughgarden J, 1985. Spatial variation in larval concentration as a cause of spatial variation in settlement for the barnacle, *Balanus glandula*. Oecologia 67, 267-272.
- Gosselin LA, Qian P-Y, 1996. Early post-settlement mortality of an intertidal barnacle: a critical period for survival. Marine Ecology Progress Series 135, 69-75.

- Gosselin LA, Qian P-Y, 1997. Juvenile mortality in benthic marine invertebrates. *Marine Ecology Progress Series* 146, 265-282.
- Grant, WS, 1977. High intertidal community organization on a rocky headland in Maine, USA. *Marine Biology* 44, 15-25.
- Grosberg RK, 1982. Intertidal zonation of barnacles: the influence of planktonic zonation of larvae on the vertical distribution of adults. *Ecology* 63, 894-899.
- Hoffman DL, 1989. Settlement and recruitment patterns of a pedunculate barnacle, *Pollicipes polymerus* Sowerby, off La Jolla, California. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 125, 83-98.
- Hunt HL, Scheibling RE, 1997. Role of early post-settlement mortality in recruitment of benthic marine invertebrates. *Marine Ecology Progress Series* 155, 269-301.
- Jeffery CJ, 2003. Determination of abundance and distribution of an intertidal barnacle: settlement or post-settlement mortality? *Marine Ecology Progress Series* 246, 291-305.
- Jenkins SR, Aberg P, Cervin G, Coleman RA, Delany J, Della Santina P, Hawkins SJ, LaCroix E, Myers AA, Lindergarth M, Power A-M, Roberts MF, Hartnoll RG, 2000. Spatial and temporal variation in settlement and recruitment of intertidal barnacle *Semibalanus balanoides* (L.) (Crustacea: Cirripedia) over a European scale. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 243, 209-225.
- Kendall MA, Bedford ML, 1987. Reproduction and recruitment of the barnacle *Chthamalus montagui* at Aberystwyth (mid-Wales). *Marine Ecology Progress Series* 38, 305-308.
- Keough MJ, Downes BJ, 1982. Recruitment of marine invertebrates: the role of active larval choices and early mortality. *Oecologia* 54, 348-352.
- Little C, Kitching JA, 1996. *The Biology of rocky shores*. Oxford University Press, Oxford.
- Lively CM, Raimondi PT, 1987. Desiccation, predation, and mussel-barnacle interactions in the northern Gulf of California. *Oecologia* 74, 304-309.

- Menge, BA, 1976. Organization of the New England rocky intertidal community: role of predation, competition, and environmental heterogeneity. *Ecological Monographs* 46, 355-393.
- Menge, BA, 2000. Recruitment vs. postrecruitment processes as determinants of barnacle population abundance. *Ecological Monographs* 70, 265-288.
- Minchinton TE, Scheibling RE, 1991. The influence of larval supply and settlement on the population structure of barnacles. *Ecology* 72, 1867-1879.
- Minchinton TE, Scheibling RE, 1993. Free space availability and larval substratum selection as determinants of barnacle population structure in a developing rocky intertidal community. *Marine Ecology Progress Series* 95, 233-244.
- Miron G, Boudreau B, Bourget E, 1999. Intertidal barnacle distribution: a case study using multiple working hypotheses. *Marine Ecology Progress Series* 189, 205-219.
- Olivier F, Tremblay R, Bourget E, Rittschof D, 2000. Barnacle settlement: field experiments on the influence of larval supply, tidal level, biofilm quality and age on *Balanus amphitrite* cyprids. *Marine Ecology Progress Series* 199, 185-204.
- Paine, RT, 1974. Intertidal community structure: Experimental studies on the relationship between a dominant competitor and its principal predator. *Oecologia* 15, 93-120.
- Pineda J, 1991. Predictable upwelling and shoreward transport of planktonic larvae by internal tidal bores. *Science* 253, 548-551.
- Pineda J, 1994. Spatial and temporal patterns in barnacle settlement rate along a southern California rocky shore. *Marine Ecology Progress Series* 107, 125-138.
- Pineda J, Caswell H, 1997. Dependence of settlement rate on suitable substrate area. *Marine Biology* 129, 541-548.
- Pineda J, Riebensahm D, Medeiros-Bergen D, 2002. *Semibalanus balanoides* in winter and spring: larval concentration, settlement, and substrate occupancy. *Marine Biology* 140, 789-800.

- Power AM, Myers AA, O'Riordan RM, McGrath D, Delany J, 2001. An investigation into rock surface wetness as a parameter contributing to the distribution of the intertidal barnacles *Chthamalus stellatus* and *Chthamalus montagui*. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 52, 349-356.
- Quinn, GP, Keough, MJ, 2002. *Experimental design and data analysis for biologists*. 1st ed. Cambridge University Press.
- Raffaelli, D, Hawkins, S, 1996. *Intertidal ecology*. 1st ed. Chapman & Hall.
- Raimondi PT, 1988. Settlement cues and determination of the vertical limit of an intertidal barnacle. *Ecology* 69, 400-407.
- Raimondi PT, 1990. Patterns, mechanisms, consequences of variability in settlement and recruitment of an intertidal barnacle. *Ecological Monographs* 60, 283-309.
- Raimondi PT, 1991. Settlement behaviour of *Chthamalus anisopoma* larvae largely determines the adult distribution. *Oecologia* 85, 349-360.
- Range P, Paula J, 2001. Distribution, abundance and recruitment of *Chthamalus* (Crustacea: Cirripedia) populations along the central coast of Portugal. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 81, 461-468.
- Roughgarden J, Gaines S, Possingham H, 1988. Recruitment Dynamics in Complex Life Cycles. *Science* 241, 1460-1466.
- Santos AM, 2000. *Intertidal ecology of northern Portuguese rocky shores*. PhD thesis, University of Southampton.
- Satumanatpan S, Keough MJ, 2001. Roles of larval supply and behaviour in determining settlement of barnacles in a temperate mangrove forest. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 260, 133-153.
- Shanks AL, 1986. Tidal periodicity in the daily settlement of intertidal barnacle larvae and an hypothesized mechanism for the cross-shelf transport of cyprids. *Biological Bulletin* 170, 429-440.
- Shanks AL, Largier J, Brubaker J, 2003. Observations on the distribution of meroplankton during an upwelling event. *Journal of Plankton Research* 25, 645-667.

- Shkedy Y, Safriel UN, Keasar T, 1995. Life-history of *Balanus amphitrite* and *Chthamalus stellatus* recruited to settlement panels in the Mediterranean coast of Israel. Israel Journal of Zoology 41, 147-161.
- Southward AJ, 1976. On the taxonomic status and distribution of *Chthamalus stellatus* (Cirripedia) in the North-East Atlantic region: with a key to the common intertidal barnacles of Britain. Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom 56, 1007-1028.
- Southward, AJ, 1987. Crustacean Issues, vol. 5, Barnacle Biology. Rotterdam: AA Balkema.
- Wethey DS, 1984. Spatial pattern in barnacle settlement: day to day changes during settlement season. Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom 64, 687-698.

CAPÍTULO 3

Considerações finais

3.1. Considerações finais

Elucidar as causas que provocam variabilidade no recrutamento dos organismos marinhos é crucial para a compreensão das populações e comunidades marinhas. O estudo completo desses fenómenos é no entanto impossível de realizar no âmbito de uma tese de mestrado, pois são mecanismos sujeitos a elevada variação espacial e temporal, que exigem um programa de amostragem intenso e por um período suficientemente prolongado.

Recentemente foram feitos muitos avanços na compreensão das comunidades bentónicas, desde os processos de dispersão às interações locais entre organismos. Grande parte deste conhecimento advém do estudo de alguns taxa, principalmente crustáceos cirrípedes.

A importância das cracas como modelo biológico foi discutido ao longo desta dissertação. Independentemente da variabilidade associada aos processos de assentamento e pós-assentamento mesmo entre locais contíguos, a falta de informação para a costa portuguesa de taxas de mortalidade e crescimento para *Chthamalus montagui*, a craca mais abundante na costa Atlântica de Portugal Continental, motivou o desenvolvimento da presente dissertação. Apesar de muitos dos conceitos discutidos não serem novos, foi proposta uma nova abordagem aos métodos geralmente utilizados para determinar taxas de mortalidade e crescimento, baseados em taxas de assentamento diárias em substrato de assentamento artificial. As dificuldades em estimar taxas de mortalidade foram discutidas na introdução geral desta tese e pretendeu-se com a

abordagem proposta criar um método mais simples que permita conhecer simultaneamente a variação do assentamento diário.

Os resultados obtidos estão entre os reportados para cracas, apesar da limitação da comparação de estudos proveniente da utilização de diferentes métodos experimentais e estatísticos. Apesar de não terem sido investigadas as relações intra e interespecíficas entre os organismos, assim como não foram feitas medições dos factores abióticos, foi possível inferir a importância dessas relações e factores na determinação dos padrões de cracas observados na praia, pela determinação de taxas de mortalidade a vários níveis ao longo do gradiente vertical.

O tamanho dos juvenis pós-metamórficos pode conferir uma vantagem durante períodos intensos de competição por espaço. A medição de taxas de crescimento dos juvenis fornece indicações onde a pressão selectiva é mais intensa. Os dados obtidos revelam taxas de crescimento superiores na cintura de mexilhão em relação à cintura de cracas apesar desta diferença não ser estatisticamente significativa. A medição dos juvenis foi em parte limitada pois na maioria das vezes as larvas assentaram nas concavidades do substrato impossibilitando a sua medição. Possivelmente, com um maior número de dados teriam sido encontradas diferenças significativas.

Para terminar, a realização da presente dissertação permitiu seguir durante um mês a variação do assentamento larvar em *Chthamalus* spp. ao longo do gradiente vertical da praia. O uso de substratos de assentamento artificiais permitiu de uma forma eficaz quantificar o assentamento larvar. A contribuição relativa do fornecimento larvar e dos processos de pós-assentamento na determinação dos padrões de distribuição e abundância dos indivíduos adultos foram aferidas.

O fornecimento de larvas à costa é um processo estocástico e dele depende a manutenção das espécies costeiras. Nestas praias, o assentamento variou temporalmente mas não foi um factor limitante. A mortalidade substancial a que as cracas estão sujeitas logo após o assentamento foi desta forma sugerido como o factor determinante na estruturação da população de cracas adultas.

Os objectivos de trabalho propostos foram cumpridos ao caracterizar os padrões de assentamento e mortalidade de larvas e juvenis e ao medir taxas de crescimento em juvenis de *C. montagui*, preenchendo desta forma uma lacuna de conhecimento num troço de linha costeira da zona noroeste de Portugal.